Beiträge zur Keimungsphysiologie.

Untersuchungen über die Sprengung der Samen- und Fruchthüllen bei der Keimung.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOCTORWÜRDE

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

UNIVERSITÄT LEIPZIG

VORGELEGT VON

GOTTFRIED MÜLLER

AUS GLASHÜTTE I. SA.

MIT 35 TEXTFIGUREN.

Leipzig

Gebrüder Borntraeger

1914

Beiträge zur Keimungsphysiologie.

Untersuchungen über die Sprengung der Samen- und Fruchthüllen bei der Keimung.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER DOCTORWÜRDE

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

UNIVERSITÄT LEIPZIG

VORGELEGT VON

GOTTFRIED MÜLLER

AUS GLASHÜTTE I. SA.

MIT 35 TEXTFIGUREN.

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

Leipzig

Gebrüder Borntraeger

1914

Angenommen von der III. Sektion auf Grund der Gutachten der Herren Pfeffer und Kirchner.

Leipzig, den 30. Juni 1914.

Der Procancellar.
Kirchner.

Separatabdruck
aus den Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik, Band LIV, Heft 4.

Inhalt.

Seite

Einleitung 1

1. Kapitel. Die Energiequellen, welche die Sprengung der Samen- und Fruchthüllen bewirken, ihre Ursache, Angriffsweise und Verteilung . . 2

Typus 1. Die Sprengung der Samen- oder Fruchtschale wird durch den vom Samen- oder Fruchtinhalt bei Wasseraufnahme ausgeübten Quellungsdruck bewirkt 3

Typus 2. Der zur Sprengung der Samen- oder Fruchtschalen erforderliche Druck wird durch die aktive Wachstumstätigkeit des Endosperms ausgelöst 8

Typus 3. Die Sprengung der Frucht- und Samenhüllen wird durch den Druck der wachsenden Kotyledonen bewirkt 18

Typus 4. Die Frucht- und Samenhüllen werden durch den Wachstumsdruck der Wurzel bezw. des Hypokotyls gesprengt 28

Gruppe 1. Die Radicula ist zwischen die Kotyledonen eingebettet, deren basale, zugespitzte Fortsätze der Radiculaspitze übereinandergefaltet anliegen. Der aktive Druck der Wurzel wird durch die Kotyledonen auf die Fruchtschale übertragen . . 32

Gruppe 2. Der Embryo liegt zentral im Nährgewebe eingebettet, das den Druck der wachsenden Radicula auf die Samen- oder Fruchtwände überträgt 37

Gruppe 3. Die nährgewebefreien Samen und Früchte bergen je nach ihrer Gestalt einen gestreckten oder gekrümmten Embryo, der der Samen- oder Fruchtwand unmittelbar anliegt. Der Wurzelteil ist dabei stets einem keilgestaltigen Hohlraum eingelagert 40

Gruppe 4. Die Radicula liegt peripher in einem meist keilgestaltigen Hohlraum, der durch eine Integumentfalte oder durch das Nährgewebe oder die Kotyledonen einerseits und der Samen- oder Fruchtschale andererseits gebildet wird. Das Durchbrechen des Schalenverbandes erfolgt durch die Druckwirkung der wachsenden Wurzel, insbesondere der Wurzelspitze . . 42

Gruppe 5. Die senkrecht zur Schalenwand gerichtete Wurzel oder der wurzeltragende Teil des Keimblattes, die meist von zylindrischer Gestalt sind, bewirken bei ihrem Längenwachstum eine Druckwirkung in axialer Richtung senkrecht auf die vorgelagerten Wandelemente, die häufig als Deckel- oder Pfropfbildungen besonders zur Sprengung disponiert sind und mit ihrer Lösung eine Durchgangsöffnung für den Embryo schaffen 48

Seite

2. Kapitel. Untersuchung der Samen- und Fruchtschalen hinsichtlich ihrer baulichen Einrichtungen, welche die Befreiung des Embryo begünstigen 50

1. Bautypus: Die Frucht- oder Samenschale zeigt deutliche, nicht verschlossene Öffnungen, durch die der Keimling ohne Hindernisse den Weg ins Freie findet 50

2. Bautypus: Die Fruchtschalen, die meist äußerst widerstandsfähig und von homogenem Bau sind, zeigen besondere lokale Austrittsstellen für den Keimling, die mit pfropf- oder deckel- oder klappenartigen Gewebekomplexen verschlossen sind, die sich bei der Keimung durch einen Innendruck lösen 51

3. Bautypus: Die Frucht- oder Samenschale zeigt eine deutlich ausgebildete Trennungsschicht (Dehiszenzlinie), in der bei der Keimung ein regelmäßiges Aufspringen in zwei meist gleichen Klappen erfolgt 57

4. Bautypus: Die Samen- oder Fruchtschalen sind mit mehreren Zonen geringsten Widerstandes ausgestattet, in denen bei der Keimung die Lösung des Verbandes erfolgt 64

5. Bautypus: Samen und Früchte besitzen keine besonderen Einrichtungen, die den Verlauf der Sprengung vorzeichnen oder die Befreiung des Embryos erleichtern. Die Hülle wird deshalb in unbestimmten Rissen gesprengt 65

3. Kapitel. Experimentelle Ermittelung der von wachsenden Endospermen hervorgebrachten Druckgrößen 68

Das Versuchsmaterial, seine Anzucht und Vorbereitung 69

Die Apparate 71

Das Ansetzen der Versuche und die Druckmessung 73

Diskussion der Ergebnisse der Druckmessungsversuche 80

4. Kapitel. Die Festigkeitsverhältnisse von Samen- und Fruchtschalen . . 86

Zusammenfassung der Hauptergebnisse 108

Anhang (Tabelle 1—6) 111

Literaturverzeichnis 115

Einleitung.

Mit dem Erwachen exakter botanischer Forschung zu Beginn des vorigen Jahrhunderts lenkte der Keimungsvorgang sehr früh die Aufmerksamkeit der Beobachter auf sich. Anfangs galten die Untersuchungen lediglich einer Klärung der äußeren Verhältnisse, der Erforschung der Morphologie des Keimprozesses, bis durch die Arbeiten von Sachs u. a. auch die inneren Vorgänge in einer Physiologie der Keimung aufgehellt wurden.

Seitdem verfügen wir über eine ansehnliche Literatur, die unter allgemeinen oder speziellen Gesichtspunkten das Gebiet der Keimung der Samen und Früchte behandelt[1]).

Nur geringe Beachtung ist aber dabei der Sprengung der Samen- und Fruchtschalen und der Befreiung des Embryo geschenkt worden. Nur wenige Arbeiten berühren gelegentlich die Frage der Sprengung der Hüllen und erörtern die diesen Vorgang bewirkenden Ursachen, wobei jedoch weniger exakte Beobachtungen als bloße Vermutungen einer Deutung der Erscheinungen dienten. So machte z. B. Detmer[2]) für die Sprengung des Perikarps der hartschaligen Früchte (Haselnuß usw.) durch Quellung des Inhalts

1) Eine Zusammenstellung der wesentlichsten Literatur bis 1884 bezw. 1892 findet sich in der Arbeit von Klebs, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung. Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen, herausgeg. von Pfeffer, Bd. I, 1884, S. 615—631 und in dem zweibändigen Werk von Lubbock, 1892, On seeds and seedlings, Vol. II, p. 589—628.

2) Detmer, Physiologie der Keimung, 1880, S. 518, Anm. 1; S. 557, Anm. 1.

erzeugte Druckkräfte verantwortlich und von älteren Forschern glaubt Tittmann[1]), dem wir viele wertvolle Beobachtungen und besonders gediegene Abbildungen vieler Keimprozesse verdanken, in der winterlichen Eisbildung der im Kern eingeschlossenen Flüssigkeit das Mittel zur Überwindung des Widerstands harter Bedeckungen der Samen und Früchte zu sehen.

Solche spärliche und dazu unklare Vorstellungen ließen es wünschenswert erscheinen, dieses Kapitel der Pflanzenkeimung einer besonderen Untersuchung zu unterziehen. Die vorliegende Arbeit soll ein Beitrag zur Lösung der Frage sein.

Die Aufgabe sah ich in folgendem: Es galt zunächst eine Feststellung der Energiequellen zu machen, die gegen den Schalenwiderstand mobilisiert werden, und die Art und Weise der Druckäußerung zu ermitteln. Die Ergebnisse enthält das 1. Kapitel. Des weiteren prüfte ich die Beschaffenheit der Samen- und Fruchtschalen im Hinblick auf etwa vorhandene anatomische oder morphologische Einrichtungen, die eine Lösung des Gewebeverbands mit der einsetzenden Sprengkraft begünstigen könnten (Kap. 2).

Mit der Kenntnis der beiden behandelten Punkte: der Druckverteilung und des Baues der Samen- und Fruchtschalen als der wesentlichen Komponenten für das Zustandekommen des Sprengungsbildes ist der Weg zu einer vollkommenen Deutung desselben angebahnt.

Nach diesen notwendigen qualitativen Untersuchungen wurden quantitative Messungen vorgenommen, die über die von wachsenden Endospermen und Kotyledonen erzeugten Druckgrößen Auskunft geben sollen (Kap. 3), und anschließend hieran hatte eine experimentelle Ermittlung die Prüfung der Festigkeitsverhältnisse der Samen- und Fruchtschalen zum Ziele (Kap. 4).

1. Kapitel.

Die Energiequellen, welche die Sprengung der Samen- und Fruchthüllen bewirken, ihre Ursache, Angriffsweise und Verteilung.

Im vorliegenden Abschnitt versuche ich, eine systematische Übersicht der den keimenden Samen und Früchten zur Realisierung der Sprengung zur Verfügung stehenden Kraftquellen zu geben.

1) Tittmann, Über den Embryo des Samenkorns und seine Entwicklung zur Pflanze, Dresden 1817, S. 62, § 66.

Normalerweise finden sich als solche im Pflanzenreich der Quellungsdruck und die durch aktives Wachstum gegen einen Widerstand mit Entspannung der Zellhaut nach außen gelenkte osmotische Energie. Die Beteiligung der einen oder anderen Energieform an dem Sprengeffekt zu klären, war daher die erste Aufgabe. Der Weg dazu war in der Beobachtung möglichst vieler keimender Samen und Früchte und in geeignetem experimentellen Vorgehen gegeben. Die angewandte Methodik ist für jeden einzelnen Fall näher beschrieben.

Zugleich wurden mit der Kenntnis der Druckentstehung auch die physikalischen Prinzipien der Angriffsweise und Verteilung des wirksamen Drucks und sein Einfluß auf die Entstehung des spezifischen Sprengungsbildes in die Betrachtung einbezogen.

Die erhaltenen Resultate führten mich zu dem Versuch einer Aufstellung von Keimungs- bezw. Sprengungstypen, die im folgenden näher gekennzeichnet werden sollen. Die Einteilung ist dabei lediglich nach den vorwaltenden energetischen Prinzipien geschehen.

Wenn auch diese Typen naturgemäß nur aus der Beobachtung relativ weniger Spezies abgeleitet sind, so glaube ich doch, daß bei der Prüfung eines größeren Materials im wesentlichen die beobachteten Modi wiederkehren werden, so daß sie sich dem einen oder anderen der aufgestellten Typen mühelos einreihen lassen.

Typus 1. Die Sprengung der Samen- oder Fruchtschale wird durch den vom Samen- oder Fruchtinhalt bei Wasseraufnahme ausgeübten Quellungsdruck bewirkt.

Dieser Modus der Druckentwicklung repräsentiert von den dem Keimling zur Sprengung seiner Hüllen zur Verfügung stehenden Mitteln den einfachsten Fall. Hier veranlaßt der rein physikalische Vorgang der Wassereinlagerung eine rasche Volumenzunahme des Samen- oder Fruchtinhalts, der bei den in Frage kommenden Spezies zum größten Teil aus stark quellbaren Substanzen besteht, und bringt die Samen- oder Fruchtschale zum Platzen.

Obwohl den Pflanzen, wie schon lange bekannt, in den Quellungsdrucken große Energievorräte zur Leistung äußerer Arbeit disponibel sind, so ist ihre Verwendung zur Sprengung der Samen- oder Fruchthüllen in der Natur offenbar wenig verbreitet. Auffallenderweise handelt es sich in den untersuchten Fällen um Samen mit

Bedeckungen von nur geringer Resistenz. Die hartschaligsten Samen und Früchte, für deren Aufplatzen man vermutungsweise Quellungsdrucke verantwortlich gemacht hat[1]), bedienen sich ausschließlich, wie noch zu erörtern sein wird, der durch aktive Wachstumstätigkeit begründeten Mobilisierung der osmotischen Energie.

So günstig auch die Möglichkeit einer Sprengung durch Quellungsdruck zu sein scheint, so liegt darin zugleich eine nicht unerhebliche Gefahr für das Leben des eingeschlossenen Embryos. Bei der ersten Berührung des Samens mit genügenden Mengen Wassers wird ungeachtet der übrigen erforderlichen Keimungsbedingungen eine Sprengung der schützenden Hüllen eintreten. Da nun das Reifen und Abfallen der Samen und Früchte bei uns im Herbst stattfindet, also zu einer Jahreszeit, wo diese eigentlichen Keimungsbedingungen selten realisiert sind und dazu der nahende Frost eine Weiterentwicklung aussichtslos macht, so hat eine vorzeitige Sprengung nur den Untergang des Individuums zur Folge.

Im folgenden seien nun an einigen Beispielen die Erscheinungen dieses Sprengungstyps gekennzeichnet.

Ihrer Natur nach können die quellenden Bestandteile des Sameninhalts 1. vorhandenes Nährgewebe und 2. der Embryo selbst sein.

Als Beispiele für den ersten Fall zeichneten sich Vertreter der Familie der Convolvulaceen *(Ipomoea purpurea, Convolvulus undulatus)* und eine Reihe Leguminosen mit Schleimendospermen *(Tetragonolobus, Trigonella foenum graecum)* aus. *Ipomoea purpurea* und *Convolvulus undulatus* besitzen in trockenem Zustand ein Endosperm von knorpeliger Konsistenz, das die Runzeln und Falten des knittrig gefalteten Embryo ausfüllt und bei Berührung mit Wasser stark aufquillt, wobei es gallertige Beschaffenheit annimmt und durchsichtig wird. Das Schleimendosperm der Leguminosen liegt zwischen Testa und Kotyledonen und weist ähnliche Eigenschaften auf.

Schon nachdem die Samen wenige Stunden mit Wasser in Berührung sind, nimmt ihr Volumen bis um das Dreifache zu, wodurch die Testa in unbestimmten Rissen aufplatzt, die ungeordnet über die Oberfläche verlaufen. So weist *Ipomoea purpurea* nach Aufenthalt im Wasser die Sprengungsrisse in Gestalt einer feinen,

1) Detmer, l. c.

netzförmigen Struktur auf (Abb. 1). Die erwähnten Leguminosen zeigen wenige größere undefinierte Risse in der Testa.

Nunmehr stehen den mit ihrem Wachstum beginnenden Samenteilen keine Hindernisse mehr entgegen, sich frei zu entfalten.

Wenn auch in den angeführten Fällen die Beobachtung schon hinreichend auf die Sprengungsursache schließen läßt, so versuchte ich zur Präzisierung der gewonnenen Resultate eine Bestätigung durch das Experiment herbeizuführen.

Für die ungewöhnlich rasche und starke Volumenzunahme bei Leguminosen mit Schleimendospermen hatte schon Nadelmann[1]) durch Messungen nachgewiesen, daß allein in den quellenden Endospermen die Ursache der Sprengung zu suchen ist, während die Kotyledonen dabei nur unbedeutend an Größe zunehmen.

Für *Ipomoea* und *Convolvulus* erstrebte ich durch das Experiment eine Entscheidung, wieweit Quellung oder Wachstum des

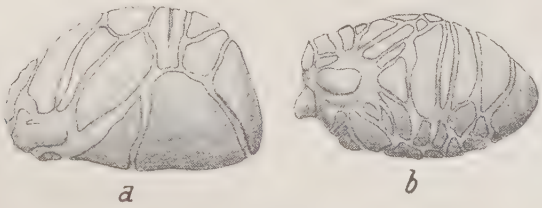


Abb. 1. *Ipomoea purpurea.*
a = Seitenansicht; *b* = Ventralansicht.

Sameninhalts an der Sprengung beteiligt sind. Eine Sistierung des Wachstums gelang leicht durch Aufenthalt der Samen in Eiswasser von 0°. Hingegen nimmt der Quellungsprozeß unter diesen Bedingungen seinen normalen, nur verlangsamten Verlauf, da bekanntlich die Quellungskapazität bei verschiedenen Temperaturen fast die gleiche ist und allein die Quellungsgeschwindigkeit durch niedere Temperaturen verringert wird[2]). Zur Kontrolle stellte ich Erbsen als Objekte von bekanntem Quellungsverlauf unter gleichen Verhältnissen auf. Schon nach eintägiger Versuchsdauer zeigt der eingetretene Sprengeffekt bei *Ipomoea* und *Convolvulus*, daß allein

---

1) Nadelmann, Über die Schleimendosperme der Leguminosen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXI, 1890, S. 674, 676.

2) Detmer, Physiologie der Keimung, 1880, S. 81. — Reinke, Hansteins botanische Abhandlungen, 1879, Bd. 4, H. 1, S. 86.

in der Quellung die Ursache der Sprengung zu suchen ist. Die eigentlichen quellenden Substanzen stellen die Endosperme dar, da die Größenzunahme der Kotyledonen gegenüber der der Endosperme verschwindet.

Einen typischen Vertreter des zweiten Modus, wo durch Schwellung des Embryo die Samenschale gesprengt wird, stellt nach Klebs *Chenopodina maritima* dar[1]). Sobald der Same mit Wasser in Berührung kommt, schwillt der spiralig aufgerollte Embryo stark an und tritt frei durch die in der Testa entstandenen Risse heraus.

Mit der Feststellung der Tatsache, daß in diesem Typus Wasseraufnahme und dadurch bedingte Quellung des Inhalts die einzige Ursache der Sprengung der Samenhüllen ist, liegt die Frage nahe, weshalb bei vollkommener Imbibition des Samens mit Wasser an der Mutterpflanze nicht schon Sprengungsvorgänge zu beobachten sind. Zu einer Diskussion lassen sich folgende Erklärungsmöglichkeiten heranziehen: Eine Sprengung unterbleibt, solange der Same mit der Mutterpflanze in Verbindung steht, wegen der übereinstimmenden osmotischen Verhältnisse beider. Erst mit eintretenden Konzentrationsdifferenzen, wie sie durch Berührung mit reinem Wasser geschaffen werden, tritt der Effekt ein. Nicht zum wenigsten können aber auch qualitative Veränderungen nach dem Abfallen die Quellfähigkeit des Inhalts sowie die ehedem waltenden elastischen Eigenschaften der Samenschale modifiziert haben. Zuletzt kann auch in der Verschiedenheit der Quellungsgeschwindigkeit von Schale und Inhalt bei Wiederbefeuchtung nach dem Austrocknen die sprengende Ursache zu suchen sein, woraus ohne weiteres für den von Anfang mit Wasser gesättigten Samen an der Mutterpflanze die Tatsache, daß eine Sprengung unterbleibt, erklärt ist.

Wenn auch eine vollkommen klare Trennung des etwaigen Anteils der einzelnen angeführten Möglichkeiten nicht erreicht werden konnte, so ließen sich doch durch experimentelles Vorgehen die Wahrscheinlichkeiten verringern.

Zur Untersuchung der zuerst erwähnten Möglichkeit wurden frische ausgereifte Samen von *Ipomoea purpurea* geerntet und sofort in reines Wasser gebracht. Die Sprengung müßte bei der jetzt herrschenden Konzentrationsdifferenz (reines Wasser—Zellsaft) eintreten. Das Resultat war aber negativ. Andererseits müßte

1) Klebs, l. c., S. 594.

bei getrockneten, gelagerten Samen durch Berührung mit einer Lösung, die dem Zellsaft der lebenden Pflanzen isotonisch ist, die mit Wasser eintretende Sprengung unterbleiben. Hier zeigte sich jedoch nur der normale Verlauf der Quellung mit dem endlichen Sprengeffekt. Damit ist die Annahme einer Mitwirkung vorhandener osmotischer Unterschiede als bedingende Ursache für ein Unterbleiben der Sprengung an der Mutterpflanze widerlegt.

Demnach scheinen in der Tat Veränderungen nach der Reife oder Unterschiede in der Quellungsgeschwindigkeit von Schale und Inhalt für die nach wieder eintretender Befeuchtung resultierende Sprengung verantwortlich zu sein. Eine genauere Analyse dieser Anteile war nicht durchführbar, jedoch scheint die zuletzt angedeutete Annahme für die tatsächliche Erklärung die größte Wahrscheinlichkeit zu besitzen. Durch Wasserabgabe sind die Samen beim Austrocknen auf ein kleineres Volumen zusammengeschrumpft. Bei erneuter Wasseraufnahme findet nun eine Vergrößerung statt, die offenbar schneller in dem stark quellungsfähigen Endosperm vor sich geht, als die vielleicht in ihrer ursprünglichen Elastizität beeinträchtigte Samenschale folgen kann. Daraus muß für den ausgetrockneten Samen eine Sprengung der Hülle resultieren, während sie an frischem Material unterbleibt.

Weit verbreiteter als die eben dargestellte Sprengung durch Quellung ist die Befreiung von Samen- oder Fruchthülle durch die mit aktiver Wachstumstätigkeit des Samen- oder Fruchtinhalts frei werdende Energie. Sehr früh war man über die Existenz auch dieser Energiequelle im Pflanzenreiche unterrichtet. Beträchtliche Außenleistungen wachsender Sprosse und Wurzeln hatten von der Größe des „Wachstumsdruckes“ Zeugnis gegeben. Die wahre Natur und Verbreitung dieser Energiequelle ist jedoch erst durch die grundlegenden Arbeiten von Pfeffer[1]) enthüllt worden. Seitdem wissen wir, daß die Arbeitsleistungen durch wachsende zartwandige Pflanzen lediglich in der Mobilisierung des in den Geweben herrschenden osmotischen Druckes gegen den Widerstand bestehen. Die Verwirklichung der Erscheinung knüpft sich an die Tatsache, daß wachsende Pflanzenteile, sobald sie auf ein Hindernis stoßen, ihr Wachstum nicht einstellen. Vielmehr schließen sie sich, wenn ein Ausweichen nach irgend einer Seite ausgeschlossen ist, der

1) Pfeffer, Studien zur Energetik, 1892. — Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen, 1893.

Widerlage allseitig an. Mit der so geschaffenen Unmöglichkeit einer äußeren Volumenvergrößerung findet nun bei ihrem fortgesetzten Wachstum eine Vergrößerung und eine damit verbundene Entspannung der Zellhaut statt. Der vorher zur Spannung der Zellhaut als Turgorenergie aufgewandte osmotische Druck wirkt nunmehr frei auf das vorgelagerte Hindernis und erreicht mit vollkommener Hautentspannung seinen größten Wert. Normalerweise verfügen wachsende zartwandige Pflanzenteile über keine andere wesentliche Energiequelle zur Leistung mechanischer Arbeit, wenn nicht eine regulatorische Steigerung der osmotischen Energie als Reaktion gegen einen Widerstand eintritt, wie Pfeffer beobachtet hat[1]) oder in gegebenen Fällen bei dickwandigen Geweben eine Druckleistung durch aktives Wachsen der Wände möglich ist.

Wenn im folgenden der Einfachheit der Ausdrucksweise halber von Wachstumsdruck die Rede ist, so ist damit der Gesamtdruck, der in der Regel der Hauptsache nach durch die besagte Ausnutzung der osmotischen Energie erzielt wird, gemeint.

Für die Überwindung des Widerstands der Samen- und Fruchthüllen sind natürlich alle wachsenden Inhaltsbestandteile, also Endosperm, Keimblätter und Wurzel befähigt.

Nach dem jeweils vorliegenden Hauptanteil des einen oder anderen Bausteins der Samen oder Früchte an der Sprengung ergeben sich die weiteren, aus der Erfahrung gewonnenen Sprengungstypen.

Typus 2. Der zur Sprengung der Samen- oder Fruchtschalen erforderliche Druck wird durch die aktive Wachstumstätigkeit des Endosperms ausgelöst.

Die Erscheinung des Wachstums eines Nährgewebes hat zuerst Mohl[2]) für das Albumen von *Ricinus communis* beschrieben. Vermutungsweise nimmt er auch die gleiche Ursache für die Vergrößerung des Endosperms bei *Pinus Pinea* an. Für *Ricinus communis* konnte er durch genaue Messungen beweisend darlegen, daß hier die Volumenzunahme des Nährgewebes nicht einer Schwellung durch Wasseraufnahme, sondern wirklichem Wachstum zuzuschreiben ist. Dagegen gelang ihm bei *Pinus Pinea* keine klare Entscheidung,

1) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen, 1893, S. 290.
2) Mohl, Beitrag zur Geschichte der Keimung. Bot. Ztg., 1861, Nr. 36.

da hier die Größenzunahme nicht so bedeutend ist, so daß ihm auch eine nur „hygroskopische“ Anschwellung des Kerns möglich erscheint. Die Frage nach dem Wachstum des Endosperms bei *Pinus Pinea* und anderen Koniferen (*Thuja occidentalis* und *orientalis*, *Pinus sylvestris*, *Larix picea*, *Abies* und *Taxus baccata*) beantwortet Tscherning[1]) im positiven Sinne. Seitdem sind eine ganze Reihe dem gleichen Keimungstyp angehörende Fälle bekannt geworden. So gehören ihm neben *Ricinus communis* auch andere Euphorbiaceen und Vertreter anderer Familien an (Klebs: Typus 3 der Dikotylengruppe)[2]). Die Erkenntnis der Tatsache, daß das Endosperm wächst, schließt nicht ohne weiteres ein, daß die Sprengung der Samen- oder Fruchtschalen eine Wirkung des Wachstums ist. Auch hier könnte, wie in dem vorhergehenden Typus, die Überwindung des Schalenwiderstandes durch die Vergrößerung des Nährgewebes infolge einer Quellung durch Wasseraufnahme erreicht werden, worauf etwa erst das selbständige Wachstum des Endosperms einsetzt.

Deshalb entschied ich durch eine erste experimentelle Prüfung, ob und inwieweit bei ausgeschaltetem Wachstum eine Sprengung möglich sei. Die Sistierung desselben geschah wieder durch Aufenthalt der Versuchsobjekte in Eiswasser von 0°. Der Quellungsvorgang wurde durch Wägung kontrolliert. Da bei den verwandten Samen von *Ricinus communis*, *Euphorbia Lathyris* und *Pinus Pinea* auch mit Erreichung des Quellungsmaximums die Hüllen intakt blieben, so geht aus diesem Versuch eindeutig hervor, daß der endgültige Sprengeffekt seine Ursache in der Druckleistung des wachsenden Endosperms hat.

Gegenüber dieser Druckentwicklung verschwindet natürlich die des kleinen Embryo, wenn er sich nicht während des ersten Keimungsaktes überhaupt vollkommen passiv verhält, da eine merkliche Vergrößerung anfangs nicht zu konstatieren ist. Damit rechtfertigt sich die Aufstellung eines Typus mit wachsendem Endosperm als selbständigem Faktor zur Realisierung der Sprengung.

Die Unwahrscheinlichkeit, daß der Quellungsdruck des Endosperms bei *Ricinus communis* und *Pinus Pinea* die Samenschalen

---

1) Tscherning, Untersuchungen über die Entwicklung einiger Embryonen bei der Keimung. Dissertation. Tübingen 1872.

2) Klebs, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung. Untersuchungen aus dem bot. Institut zu Tübingen, herausg. von Dr. W. Pfeffer, Bd. I, 1884, S. 548.

sprengt, wurde auch durch einige beiläufig angestellte quantitative Druckversuche in den später ausführlich zu beschreibenden Meßapparaten dargetan. Dabei war eine überraschend niedrige Druckäußerung aus bloßer Quellung zu verzeichnen, womit diese Werte nicht entfernt die später aus der Messung an wachsenden Endospermen erhaltenen erreichen und so imstande wären, die resistenten Schalen zum Bersten zu bringen.

Nach diesen ersten orientierenden Feststellungen über die wahre Sprengungsursache schritt ich zu einer genaueren Analyse der Erscheinungen und der Druckverhältnisse, die sich aus der Beobachtung des normalen Keimungsbildes und des Baues der Samen ergaben.

Als Beispiel der zu vorliegendem Keimungstyp gehörigen Vertreter mit dünner, spröder Testa untersuchte ich *Ricinus communis*.

Der Same von *R. communis* ist flach gedrückt, ungefähr doppelt so lang als breit und von annähernd elliptischer Gestalt. Das Mikropylende ist spitz und läuft in drei abgeplatteten Flächen aus, die sich in drei scharfen Kanten schneiden. Hier ist die Caruncula inseriert und unter der Spitze des dreiflächigen Dachs verbirgt sich die Spitze der Radicula. Der Gegenpol des Samens ist stumpf abgerundet, wie auch der ganze übrige Verlauf der spröden Testa keine Kante mehr aufweist, sondern in Kugelflächen das Sameninnere umkleidet. Der Sameninhalt besteht zum größten Teil aus dem allseitig den Wänden anliegenden Endosperm, das den zentralen, geraden, relativ kleinen Embryo einschließt.

Mit dem Eintreten günstiger Keimungsbedingungen erfolgt die Sprengung der Testa fast regelmäßig von der dreiflächigen Spitze aus nach dem Verlauf der drei Kanten, so daß die eine, und zwar die ventrale Schalenseite durch einen Längsriß schließlich halbiert wird, wodurch die Teile wie Käferflügel von der Spitze her auseinander klaffen, während sich die dorsale Breitseite in den beiden anderen Kanten vom übrigen Verbande trennt (Abb. 2).

Bald nach dem damit erfolgten Öffnen tritt das anfangs schwache Würzelchen hervor und fixiert sich im Boden. Das Endosperm und mit ihm die eingebetteten flachen, blattähnlichen Kotyledonen setzen ihr Wachstum fort, wobei sich die Risse über die ganze Länge der Samenschale fortpflanzen.

Für eine Erklärung des entstandenen Sprengungsbildes sind vor allem drei Faktoren in Rechnung zu ziehen, die in gleichem Maße den spezifischen Verlauf der Sprengung bedingen: 1. die

im Innern herrschenden Druckverhältnisse, 2. die äußere Gestalt des Samens und 3. Bau und Beschaffenheit der Samenhülle.

In diesem Kapitel soll zunächst der erste Faktor in seiner Wirkung und Verteilung unter Hinzuziehung der äußeren Gestalt des Samens erörtert werden, während des dritten Gliedes, dem das nächste Kapitel gewidmet ist, hier nur beiläufig, wo es das Verständnis erfordert, gedacht werden soll.

Wie wir sahen, füllt das durch eignes Wachstum ausgezeichnete Nährgewebe bei *R. communis* als auch bei den anderen Angehörigen dieses Typus das Samengehäuse fast vollständig aus. Es bedarf deshalb nur einer geringen Größenzunahme, um ein allseitiges dichtes Anschmiegen an die Wandungen und damit die Bedingungen für eine Druckentwicklung zu verwirklichen. Denn nach den oben kurz dargelegten Prinzipien der Druckentstehung kommt eine Außenleistung durch Wachstumsdruck erst mit dem Auftreffen auf ein Hindernis zustande und wird eine maximale Druckleistung nur dann erreicht, wenn der Widerstand den wachsenden Pflanzenteil allseitig umschließt, also ein Ausweichen unmöglich gemacht ist.

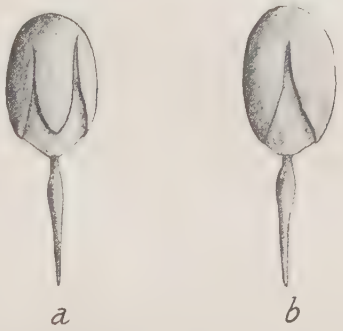


Abb. 2. *Ricinus communis.*
a = Vorderansicht; *b* = Rückansicht.

Danach wird man sich von dem Vorgang der Druckentwicklung bei wachsenden Endospermen folgendes Bild machen können.

Der Nährgewebekomplex, der sich möglichweise bereits durch Wasseraufnahme infolge Quellung den Wänden der Samenhülle angepreßt hat, beginnt mit dem Eintreten günstiger Keimungsbedingungen zu wachsen. Da jedoch unter den gegebenen Verhältnissen eine weitere Vergrößerung ausgeschlossen ist, so kommt es bei dem fortgesetzten Wachstum der Zellhaut zu einer Entspannung derselben. Das hat zur Folge, daß die bis dahin zur Herstellung der Gewebespannung in Anspruch genommene osmotische Energie jetzt nach außen gegen die Widerlage zu wirken beginnt. Dabei wird eine überhaupt mögliche Maximalleistung natürlich erst dann erreicht, wenn die Hautentspannung in jeder einzelnen Zelle des gesamten Zellkörpers erfolgt ist. Solange das nicht der Fall ist, findet ein Nachgeben der noch nicht in Reaktion

auf den Druck eingestellten Zellen statt. Den Vorgang der Entspannung der Zellhaut wird man sich deshalb von der Peripherie, die zunächst der widerstehenden Schale anliegt, nach dem Innern zu fortschreiten denken müssen, indem jede vom Zentrum entfernt liegende Zellschicht für eine zentralere nach Maßgabe des in ersterer wirkenden Druckes eine Widerlage darstellt. So wird allmählich unter Pressung vorhandener Gewebe und Elemente im ganzen System die verfügbare Turgorenergie gegen den Schalenwiderstand mobil gemacht und schließlich der Sprengeffekt herbeigeführt.

Aus der gleichartigen Beschaffenheit des Endosperms und der eben dargestellten Mechanik der Druckentwicklung ist es ohne weiteres verständlich, daß auch der auf die Samenhülle wirkende Innendruck als homogen angesehen werden muß und einem im Sameninnern angreifenden Flüssigkeitsdruck vergleichbar ist. Jedes Flächenelement empfängt also annähernd denselben Druck.

Auf dieser Erkenntnis der Druckverteilung fußend, suchte ich nun in das Verständnis des Sprengungsbildes durch entsprechende Versuche einzudringen, indem ich bestimmte Flächenstücke der Samenschale planmäßig durch eine feste Widerlage vor der Sprengung durch den Innendruck schützte, während andere Partien demselben frei ausgesetzt waren.

Ein ausgezeichnetes Mittel zur Schaffung solcher künstlicher Widerlagen bot der von Pfeffer in die botanische Technik eingeführte Gipsverband[1]). Ein halbwegs dick eingerührter Gipsbrei wurde in Papierformen von bestimmter Größe, die dem Versuchszweck und dem Versuchsobjekt angepaßt war, gegossen und letzteres in geeigneter Weise darin fixiert.

Nach dem oben geschilderten Keimungsbild erfolgt das Öffnen der Samenschale regelmäßig an der dreiflächigen Spitze, der morphologischen Samenbasis. Diese Tatsache könnte zunächst, wenn man nicht den Grund in einer besonderen Prädisposition dieser Partie zur Sprengung sucht, die Vermutung nahe legen, daß gerade hier in hervorragender Weise eine Druckentwicklung zustande kommt. Gestützt scheint diese Ansicht noch dadurch zu werden, daß an dieser Stelle die Radicula gelagert ist, die nach den bekannten Resultaten aus Pfeffers Untersuchungen an anderen Ob-

1) Pfeffer, Vorläufige Mitteilung im Berichte d. Sächs. Akad. d. Wissensch., 1892, S. 539.

jekten besonders zur Hervorbringung hoher Außenleistungen befähigt ist[1]).

Damit wäre die aus der allgemeinen Betrachtung gefolgerte homogene Druckentwicklung für den eigentlichen Sprengeffekt offenbar ohne Bedeutung. Das vorliegende Sprengungsbild erweckt zunächst den Anschein, daß allein die spitzenwärts gerichtete Komponente des von dem wachsenden Endosperm erzeugten Druckes in Gemeinschaft mit dem Längsdruck der Wurzel imstande sei, den Schalenwiderstand zu überwinden.

Zur Entscheidung der Frage dienten folgende Versuche. Kräftige, vorgequollene Samen von *Ricinus communis* wurden so in einem Gipspanzer fixiert, daß allein die zu beobachtende Spitzenregion frei herausschaute, während der ganze übrige Same vom Gipsguß umschlossen war. Um einen hemmenden Faktor in der Erscheinung mangelnder Gaszufuhr auszuschalten, wurde in den Panzer ein System von Kanälen gebohrt, die bis an die Samenschale heranreichten und so einen ungehinderten Gasaustausch vermittelten. Die derartig eingebetteten Versuchsobjekte kamen in ein Keimbett aus gut angefeuchtetem Sägemehl, das im Wärmezimmer des Instituts bei einer mittleren Temperatur von 25° C aufgestellt wurde. Die Kontrolle der Versuche fand von Tag zu Tag statt.

Als Ergebnis aus den zahlreichen Einzelversuchen der erwähnten Reihe läßt sich eindeutig folgern, daß auch nach längerer Versuchsdauer der Spitzendruck allein in keinem Falle fähig ist, den Widerstand der Samenschale in dieser Region zu überwinden.

Kontrollsamen hatten bereits nach kurzer Zeit die Hülle gesprengt und Wurzel und Hypokotyl entwickelt.

Nach Abbruch des Versuchs wurden die entgipsten Samen von neuem dem Keimbett übergeben und kamen so nach kurzer Zeit zur Sprengung, ein Beweis, daß lebenskräftiges Material, in dem alle Bedingungen zu einer normalen Druckentwicklung erfüllt waren, im Versuch verwandt worden ist.

Einem schädlichen Einfluß etwaiger dem Gips beigemengter Giftstoffe kann der negative Ausfall des Experiments ebenfalls nicht zugeschrieben werden, da die in dieser Absicht angestellten Kontrollen, bei denen Samen mit einem Überschuß von gelöschtem

---

1) Pfeffer, Druck- u. Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen, Tab. I, S. 264; Tab. II, S. 266.

Gips im Keimbett verweilten, normale Sprengungs- und Keimungsbilder lieferten.

Zu einer Lösung der Frage nach der Wirkung des Spitzendrucks dienten weitere Versuche der speziellen Ermittlung der einen möglichen Komponente desselben, des Wurzeldrucks.

Es lag nach anderen Erfahrungen, wo die Wurzel den Hauptanteil an der Sprengung hat, nahe, auch in dem vorliegenden Falle den Effekt am normalen Samen wenigstens zum Teil der Radicula zuzuschreiben. Überraschenderweise zeigten jedoch die Versuche überhaupt keine oder nur ganz geringe Aktivität der Wurzel, so daß von ihrer Mitwirkung an der Sprengung nicht gesprochen werden kann. Danach vermochte dieselbe nicht, den in Form einer dünnen Schicht von aufgestrichener und dann erstarrter Kakaobutter hergestellten Widerstand zu überwinden.

Die Versuchsanstellung bestand darin, daß gesunde, vorgequollene *Ricinus*-Samen auf einen beschränkten Bezirk der der Wurzel vorgelagerten Samenschale beraubt und an ihre Stelle der erwähnte Kakaobutterverschluß angebracht wurde. Teilweise wurde auch noch die Samenschale am Gegenpol entfernt, um einen möglichst ungestörten Gasaustausch bei den im Keimungsakt sehr sauerstoffbedürftigen Samen zu erzielen. Dem so vorbereiteten Versuchsobjekt wurde nun zur Paralysierung jeder nicht gewünschten Druckäußerung ein Gipspanzer angelegt. In keinem Falle gelang es dem Keimwürzelchen, den Verschluß zu durchbrechen.

Nach diesen Experimenten muß man folgerichtig zur Erklärung der Sprengungserscheinungen auch den nach den übrigen Wänden der Schale gerichteten Druck heranziehen. Dabei kommt, wie eine kurze theoretische Betrachtung lehrt, in erster Linie die auf die dorsale und ventrale Breitseite übertragene Energie in Frage. Nach den allgemeinen Erörterungen über Druckverteilung wird man, wie wir sahen, den waltenden Verhältnissen gerecht durch die Vorstellung einer allseitigen homogenen Druckentwicklung, von der auf jeder Flächeneinheit der gleiche Betrag lastet. Es ist ersichtlich, daß damit auf eine größere Fläche ein absolut höherer Druck wirkt als auf eine kleine. Wird diese Erkenntnis auf die wirklichen Verhältnisse an dem *Ricinus*-Samen übertragen, so ergibt sich aus der äußeren Gestalt desselben, daß sich der größte absolute radiale Druck auf die Breitseiten verteilt, während die polaren Partien und die Schmalseiten entsprechend ihrem geringeren Flächeninhalt einem bedeutend schwächeren radialen Druck ausgesetzt

sind. Zugleich mit dem radialen Druck empfängt jede einzelne Fläche auch einen tangentialen Zug von den anliegenden Nachbarflächen, die durch den auf ihnen lastenden Innendruck auseinander zu weichen streben. Dieser Zugspannung sind in erster Linie die Schmalseiten und die polaren Regionen der Schale ausgesetzt gemäß der Größe des auf den Breitseiten lastenden absoluten Druckes.

Durch diese Betrachtung und die im gleichen Sinne verlaufenen Experimente, die das Folgende behandelt, ist eine Lösung der mechanischen Seite des Sprengungsvorganges angebahnt.

Der erste Versuch zur Demonstration des Einflusses des Seitendruckes wurde so vorgenommen, daß vorgequollene Samen von *R. communis* bis zu $^2/_3$ oder $^1/_2$ ihrer Länge im Gipsguß fixiert waren und der übrige Teil mit dem Mikropylende frei lag. Schon nach 4 Tagen war an sämtlichen Exemplaren der Erfolg in der gewohnten Sprengung zu sehen. $^1/_2$ bis $^1/_3$ des noch freien wirksamen Seitendrucks hatte genügt, im Verein mit dem Spitzendruck den Effekt herbeizuführen.

In anschaulicher Weise illustriert auch das folgende Experiment die Wirkung des auf der dorsalen und ventralen Wandfläche lastenden Seitendrucks und seinen Einfluß auf die verbindenden schmalen Längsseiten.

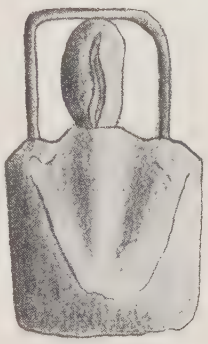


Abb. 3.
Ricinus communis mit Messingbügel eingegipst.

Durch geeignetes Einbetten von *Ricinus*-Samen gelang es, die Spitzenpartie und die Basis zu fixieren, wodurch hier eine Sprengung unmöglich gemacht wurde. Ich ging dabei in der Weise vor, daß ich die Basis des Samens wenige Millimeter tief in einen halb erstarrten Gipsguß eindrückte und darüber einen U-förmig gebogenen Messingbügel anbrachte, dessen Verbindungsschenkel der Samenspitze anlag, während die freien Schenkel zur Befestigung ebenfalls in den Gips eingelassen wurden (Abb. 3). Innerhalb der normalen Keimzeit entstanden jetzt an einer oder beiden Schmalseiten unbestimmt verlaufende Längsrisse, die sich, von der Samenmitte ausgehend, nach der Spitze und Basis zu verbreiterten. Die Basis, an der sonst die Sprengung zuerst stattfindet, zeigte beim Eingipsen keinerlei Veränderung.

Für den Erfolg dieses Versuchs ist neben dem Radialdruck lediglich die von dem Druck auf die Breitseiten ausgeübte tangen-

tiale Zugkraft, die sich auf die Schmalseiten äußert, verantwortlich zu machen.

Von Bedeutung schien endlich noch die Frage, inwieweit bei gehinderter primärer Sprengung der Samenbasis ein Öffnen der Schale an der Spitze eintritt. Wie oben erörtert wurde, walten hier dieselben Druckverhältnisse wie am andern Pol. Wenn trotzdem normalerweise eine Sprengung hier nicht erfolgt, so kann das nur aus der größeren Festigkeit der apikalen Schalenregion im Verhältnis zu der leichter sprengbaren Basis erklärt werden. Damit ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß bei vereitelter Basissprengung der Widerstand der Schale auch an der Samenspitze überwunden werden kann.

Um diese Möglichkeit zu untersuchen, gipste ich Samen bis zur Hälfte ihrer Länge mit der Basis ein und übergab sie, wie üblich, dem Keimbett aus Sägemehl im Wärmezimmer. Als Ergebnis zeigte sich nach Verlauf von einigen Tagen eine Sprengung der Schale an dem freien Samenende in meist einem unbestimmten Risse.

Zusammenfassend ergibt sich für die Untersuchung von *Ricinus communis* und damit für die anderen Vertreter des gleichen Typus mit ähnlicher Beschaffenheit der Samenschale und übereinstimmendem Bau das Resultat, daß 1. der Druck des wachsenden Endosperms als ungefähr homogen und allseitig wirkend angesehen werden muß und daß 2. das spezifische Sprengungsbild durch die äußere Gestalt des Samens und durch verschiedene Festigkeitsverhältnisse der Samenschale bedingt ist.

Abweichend von dem für *R. communis* geschilderten Keimungsbild gestaltet sich dasselbe für die hinsichtlich ihrer Energiequelle dem gleichen Keimungstyp angehörenden Koniferen. Die Verschiedenheit liegt dabei lediglich in dem anatomischen Bau und der Konsistenz der Samenschale begründet. Deshalb sind die allgemeinen Ausführungen über Druckentstehung bei *R. communis* wie für alle durch wachsendes Endosperm ausgezeichneten Samen und Früchte so auch für die hartschaligen Koniferensamen gültig.

Das normale Sprengungsbild gestaltet sich, *Pinus Pinea* als Beispiel genommen, wie folgt. Die 1—2 mm dicke Samenschale wird mit eintretenden günstigen Keimungsbedingungen ausschließlich durch den aus der aktiven Wachstumstätigkeit des Endosperms resultierenden Druck vom Mikropylende (Samenbasis) ausgehend gesprengt. Von hier pflanzt sich der Spalt bis zum Gegenende

des Samens in den beiden Längskanten fort. Sobald die Schalenhälften an der Basis genügend weit auseinandergewichen sind, dringt infolge einer zunächst einsetzenden bedeutenden Streckung der Zellen des hypokotylen Gliedes das Wurzelende über die Samenschale heraus, dabei die Samenhülle vorstülpend. Nach dieser ersten Streckung beginnen Stamm- und Wurzelvegetationspunkt ihre Tätigkeit[1]). Mit dem Heraustreten der Wurzel ist der erste Keimungsakt beendet (Abb. 4).

Die auffallende Regelmäßigkeit des Aufspringens dieser Samen in zwei Klappen sowie die glatte Trennungsfläche der Schalenhälften weisen darauf hin, daß dieser Modus des Auseinanderweichens der Samenhüllen in einer besonderen Disposition derselben seine Ursache hat. In der Tat ergibt die genaue Untersuchung, von der das folgende 2. Kapitel handelt, die Ausbildung einer trennenden Gewebeschicht (Dehiszenzlinie), ohne deren Vorhandensein die Sprengung der 1—2 mm starken, sklerifizierten Hülle nur schwer oder ganz unerreichbar wäre.

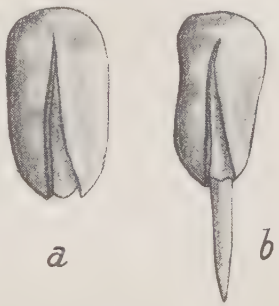


Abb. 4.
Sprengungsbild von *Pinus Pinea*.

Befremdlich ist zunächst, wie bei *R. communis*, das Offnen der Schalenhälften an der Samenbasis, eine Tatsache, die auch hier gegen die eingangs diskutierte Annahme einer homogenen Druckentwicklung zu sprechen scheint, nach welcher eine gleichzeitige Sprengung an Basis und Spitze in der vorgezeichneten Dehiszenzlinie erwartet wird.

Die Lösung dieses scheinbaren Widerspruchs ergibt sich aus dem gleichen experimentellen Vorgehen, wie es bei *R. communis* erfolgreich war, und vor allem aus den Feststellungen über den Verlauf der Dehiszenzlinie.

Samen von *Pinus Pinea* wurden nur schwach mit der Basis in einem Gipsguß fixiert, während zur Befestigung ein Messingbügel in der Weise darüber gelagert war, daß dadurch an der Samenspitze die Sprengung nicht gehemmt war. Durch diese Anordnung wurde es erreicht, daß die Schalenhälften an der Spitze

1) Reinke, Untersuchungen über Wachstumsgeschichte und Morphologie der Phanerogamenwurzel, S. 8 u. 9. — Strasburger, Koniferen und Gnetazeen, 1872, S. 319.

frei auseinanderklappen konnten, wenn bei gehinderter normaler Sprengung der Basis hier überhaupt eine primäre Trennung der Schalenhälften möglich ist. Zu dem Versuch ist ein nur geringes Einsenken der Samenbasis in den Gips unerläßliches Erfordernis, damit das Öffnen der Hülle, deren Teile wegen ihrer Konsistenz stets als Ganzes mit fortschreitendem Spalt auseinanderweichen, nicht erschwert oder in Frage gestellt wird.

Der oftmals wiederholte Versuch ergab eindeutig, daß bei *Pinus Pinea* eine Lösung des Schalenverbandes an der Spitze nicht stattfindet. Darin ist ausgedrückt, daß der Widerstand der Samenspitze im Gegensatz zu dem an der Basis herrschenden für den verfügbaren Druck unüberwindlich ist.

Die Richtigkeit dieses Schlusses bestätigt auch ein folgender Versuch, bei dem Samen zur Verwendung kamen, deren apikale Schalenpartie bis zu ungefähr $^1/_4$ der gesamten Samenlänge mittels Feile auf die Hälfte der normalen Dicke reduziert worden war. Die Versuchsanstellung war analog der vorhergehenden.

Nach dieser vorgenommenen Schwächung des Schalenverbandes erfolgte in jedem Falle nach ca. 8tägigem Aufenthalt im Keimbett das Öffnen an der Spitze und schritt nach der Basis fort. Dabei zeigte sich jedoch, daß in der polaren Spitzenregion die Bruchflächen der Klappen im Vergleich zu dem übrigen Verlauf weit unregelmäßiger und unbestimmter sind, ein Ergebnis, das, wie der spätere anatomische Befund bestätigt, vermuten läßt, daß eine die übrige Schale durchziehende Dehiszenzlinie an der Spitze nicht ausgebildet ist.

Nach diesen Ausführungen darf auch die von dem wachsenden Endosperm bei *Pinus Pinea* sowie bei den anderen zu diesem Typus gehörigen hartschaligen Koniferen zur Sprengung der Hüllen mobilisierte Energie als homogen und allseitig wirkend angenommen werden. Das zuerst an der Samenbasis erfolgende Auseinanderweichen der Schalenhälften ist die Folge einer hier im Gegensatz zur Samenspitze vorhandenen Region geringsten Widerstands.

Typus 3. Die Sprengung der Frucht- und Samenhüllen wird durch den Druck der wachsenden Kotyledonen bewirkt.

Dieser Typus ist in der Natur weit verbreitet und weist Vertreter aus den verschiedensten Familien auf. So untersuchte ich als charakteristische Repräsentanten aus der Familie der Rosaceen:

Prunus cerasus, *Pr. domestica*, *Pr. spinosa*, *Pr. persica*, *Pr. armeniaca*, *Amygdalus communis*, verschiedene *Rosa*-Arten, aus der Familie der Juglandaceen: *Juglans regia*, *J. nigra*, *J. cinerea* und aus der Familie der Corylaceen: *Corylus avellana*.

Die angeführten Beispiele lassen erkennen, daß es sich hier meist um Früchte mit äußerst harter und widerstandsfähiger Bedeckung handelt, zu deren Sprengung ein hoher Energieaufwand erforderlich ist. Deshalb ist es auch von vornherein ausgeschlossen, daß etwa die Radicula durch ihr Längen- und Dickenwachstum imstande wäre, den Effekt herbeizuführen. Wenngleich ihr, wie jedem wachsenden Pflanzenteil, eine relativ hohe Energie verfügbar ist, so reicht doch ihr absoluter Wert, der unter sonst gleichen Verhältnissen eine Funktion der Querschnittsfläche ist, nicht aus, allein den Widerstand zu überwinden. Mit der Möglichkeit des Wachstums der den ganzen freien Schalenraum ausfüllenden Kotyledonen sind somit die denkbar günstigsten Bedingungen zur Hervorbringung einer absoluten maximalen Druckleistung geschaffen.

Für die Tatsache, daß ausschließlich der Wachstumsdruck die Ursache der Sprengung der Hüllen ist und der Quellungsdruck zur Erreichung dieses Ziels nicht in Frage kommt, ist allein der Umstand beweisend, daß der endliche Sprengeffekt erst mit dem Eintreten günstiger Wachstumsbedingungen im Frühjahr oder gar später erfolgt[1]). Eine etwa stattgefundene Quellung müßte aber bereits viel früher bei der in der Natur und besonders in den angesetzten Kulturen reichlichen Wasserversorgung ihr Maximum erreichen und sich so im angedeuteten Sinne wirksam zeigen. Erst mit Ablauf der den Früchten charakteristischen Ruheperiode („Samenruhe"!), die meist ein halbes Jahr oder länger beträgt, werden dieselben durch die aus der erwachenden Lebenstätigkeit der wachsenden Kotyledonen entspringenden Kräfte gesprengt.

Das Ausbleiben der Sprengung der Fruchthüllen durch bloße Quellung des Fruchtinhalts beweisen auch zur Genüge gesunde Exemplare von *Corylus avellana*, *Prunus armeniaca* und *Juglans nigra*, die nach wochenlangem Aufenthalt in reinem Wasser keine Sprengungserscheinungen zeigten.

Das durch den Wachstumsdruck der Kotyledonen erzeugte Sprengungsbild ist nach dem annähernd gleichen Bau der zu dieser

1) De Candolle, Pflanzenphysiologie, 1835, Bd. II, übersetzt von Röper, S. 290 ff., Tab. 1.

Gruppe gehörigen Vertreter dasselbe bis auf einen Punkt, der die Angehörigen der Rosaceenfamilie von den übrigen trennt. Auch hier gründet sich der Unterschied nicht auf einen differenten Modus der Energieentwicklung, sondern auf abweichende anatomische Dispositionen der Fruchtschalen.

Bei dem Rosaceentyp verläuft die Sprengung folgendermaßen. Die Früchte sind hier nicht aufspringende Steinfrüchte. Der hart-

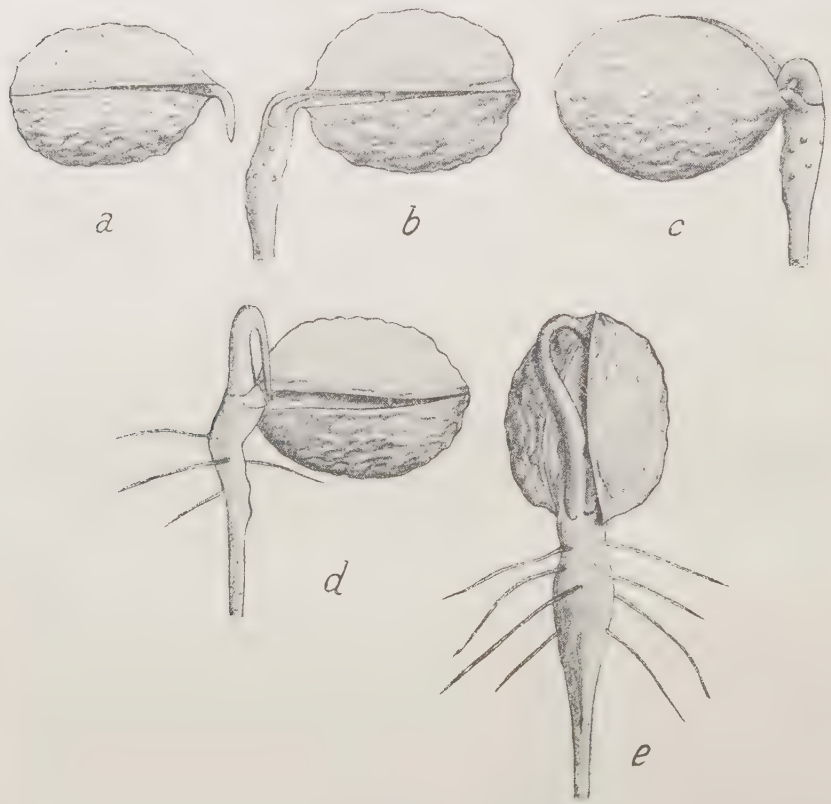


Abb. 5. *Juglans regia.* Keimungsstadien.

schalige Kern ist meist von länglicher Gestalt und seitlich mehr oder weniger zusammengedrückt. Sein Lumen ist am basalen Teil im Querschnitt rundlich, während es sich nach der Spitze zu verjüngt, da die Fruchtschalenwände hier unter einem spitzen Winkel zusammenstoßen. Der Kerninhalt nimmt so, da er sich der Form des Kerngehäuses vollkommen anpaßt, Keilgestalt an, indem die Keilbasis der Fruchtbasis entspricht, wohingegen die Keilspitze,

die die Radicula birgt, in der Fruchtspitze liegt. Außerlich läßt sich am Steinkern eine dorsale und ventrale Kante unterscheiden. Letztere enthält, wie später genauer gezeigt wird, eine gut ausgebildete Sutur; die dorsale dagegen weist bis auf die in der Längsrichtung verlaufenden Gefäße homogenen Bau auf. Hieraus resultiert auch der Unterschied in dem ersten Stadium der Sprengung von den übrigen hartschaligen Früchten des gleichen Typs. Die Fruchtschale der Rosaceen wird anfangs nur im Verlauf der ventralen Sutur von der Spitze ausgehend bis fast zur Fruchtbasis gesprengt. Erst durch weiteres Wachstum der Kotyledonen und besonders ihrer Basen, die sich gipfelwärts zu dem Spalt hinausdrängen, und der sich streckenden Wurzel kommt es zu einer all-

Abb. 6. *Corylus avellana.* Keimungsstadien.

mählichen Lösung des Verbands in der dorsalen Kante. Der Spalt setzt sich dann bis zur Basis fort und die beiden gleichen Schalenhälften fallen schließlich auseinander.

Die normale Sprengung bei *Juglans* (Abb. 5) und *Corylus* (Abb. 6), als Beispielen für den anderen unterschiedenen Modus, geht dagegen so vonstatten, daß sich die Nuß an der Spitze, wo sich die Radicula befindet, öffnet. Mit der Vergrößerung der Kotyledonen schreitet die Spaltbildung, von der Spitze ausgehend, basalwärts in den beiden Kanten der Fruchtschale gleichmäßig fort, wodurch die gesamte Fruchthülle in zwei gleiche Klappen getrennt wird. Im Gegensatz zu den Rosaceen bleibt auch meist der basale Fruchtschalenverband teilweise bestehen, so daß die beiden Klappen nicht auseinanderfallen. Diese Erscheinung hat ihren Grund in dem nur

geringen Auseinanderweichen der Schalenhälften an der Spitze, das zur Befreiung von Wurzel und Epikotyl normalerweise genügt, und in der Tatsache, daß sich die Kotyledonen nicht entfalten, da die Keimung hypogäisch ist. So bieten die umschließenden Fruchthüllen auch nach der Entwicklung von Wurzel und Epikotyl den unterirdischen Keimblättern bis zu ihrer vollständigen Entleerung Schutz.

Wie bei *Pinus Pinea*, wo ebenfalls das Aufspringen der Schalen an einem bestimmten Pole zuerst erfolgt, war auch hier die Frage nach der Druckverteilung als mögliche Ursache dieses Verhaltens zu beantworten.

Wenn dort durch die deutliche Größenzunahme des wachsenden Endosperms sowie durch ausgesprochenes „plastisches Wachstum" die Druckäußerung relativ leicht als eine allseitige und homogene erkannt werden konnte, so war ein Einblick in die Wachstumsverhältnisse der Kotyledonen nicht ohne weiteres so klar zu gewinnen.

Die bloße Beobachtung an normalen Früchten ließ zunächst nur ein deutliches Wachstum der Kotyledonenbasen erkennen, und es lag die Vermutung nahe, daß diese allein Anteil an der Druckentwicklung und der Erreichung des Sprengeffekts haben, worauf auch ihre Lage in der die Sprengung zuerst aufweisenden Fruchtspitze zu deuten schien.

Ein erster sicherer Nachweis des Gesamtwachstums der Kotyledonen gelang durch Auffindung einiger durch besonderen Bau ausgezeichneter Exemplare von *Corylus avellana*.

Unter den zahlreich ausgesäten *Corylus*-Früchten, die im Keimbett die Schale sprengten, fanden sich auch solche, die darin vom Bau der übrigen Nüsse abwichen, daß die Kotyledonen den zur Verfügung stehenden Raum der Fruchthülle nicht vollkommen ausfüllten; vielmehr berührte hier der eingeschlossene Same allein die mittleren Wandpartien, während derselbe der Fruchtbasis und -spitze nicht anlag. Damit war natürlich auch irgendwelche aktive Anteilnahme der Kotyledonenbasen oder -spitzen an der Sprengung ausgeschlossen. Die tatsächlich erfolgte Überwindung des Schalenwiderstandes war lediglich der Erfolg des auf die Wandpartien in radialer Richtung wirkenden Druckes der mittleren Regionen der wachsenden Kotyledonen.

Wenn damit die Möglichkeit des Wachstums auch anderer Kotyledonenpartien bewiesen ist, so muß der unter den geschilderten

Umständen eingetretene Sprengeffekt insofern befremdlich erscheinen, als wiederholt auf die Unmöglichkeit des Zustandekommens einer wirksamen Druckäußerung bei nicht vollkommener Berührung des wachsenden Pflanzenteils mit der Widerlage hingewiesen worden ist. An diese letzte Bedingung war im wesentlichen die erfolgreiche Überwindung eines Hindernisses geknüpft worden. In unserem Falle ist sie offenbar nicht erfüllt, da schon ein teilweises Anliegen der Kotyledonen zur Realisierung der Sprengung genügt hat. Die Ursache der Erscheinung liegt in der Natur der Kotyledonen begründet. Dieselben besitzen im Gegensatz zu den behandelten wachsenden Endospermen eine große Eigenfestigkeit des Gewebeverbandes. Damit sind die Kotyledonen in hohem Maße imstande, dem in denselben geäußerten Druck stand zu halten, so daß ihr eigener Verband selbst als Widerlage wirkt, da für jede Zelle eine benachbarte als Außenwelt anzusehen ist. Natürlich wird diese Druckäußerung nur bis zu einer gewissen Grenze von den Gewebeelementen getragen werden können, innerhalb welcher in unserem Falle allerdings der Sprengeffekt eintritt. Setzt die gewissen Kotyledonenpartien bereits eng anschließende Fruchtschale einen höheren Widerstand entgegen, als ihn das lebende Kotyledonengewebe nach der freien Seite noch paralysieren kann, so wird es schließlich zu einem Ausweichen und allmählichen Ausfüllen des verfügbaren Raumes infolge des schon oben gekennzeichneten plastischen Wachstums kommen, bis nach genügender Vergrößerung der drückenden Fläche oder endlichem allseitigem Anschmiegen an die umgebenden Schalenwände die Bedingungen zu einer höheren bezw. maximalen Außenleistung geschaffen sind.

Ein weiterer Beitrag zur Lösung der aufgeworfenen Frage nach dem allgemeinen Wachstum der Kotyledonen wurde durch folgende Experimente geliefert.

In der Annahme, daß auch bei vorliegenden hartschaligen Früchten Festigkeitsunterschiede der Schale an Spitze und Basis, die ein ungleichzeitiges Öffnen zur Folge haben, eine tatsächlich wirksame homogene Druckäußerung durch die wachsenden Kotyledonen verdecken, stellte ich ein Experiment an, in dem die angenommenen natürlichen Festigkeitsverhältnisse der Schale durch einen entsprechend angelegten künstlichen Verband umgekehrt wurden.

Als Versuchsobjekte wurden hier, wie in den folgenden Untersuchungen an hartschaligen Früchten mit längerer Keimzeit, bereits

in den aktiven Keimungszustand übergegangene Exemplare verwandt, deren Ruheperiode durch den erforderlichen, meist halbjährigen Aufenthalt im Keimbett überwunden ist. Unter diesem Material hielt ich eine weitere Auswahl, indem ich nur solche Früchte den jeweiligen Versuchsbedingungen unterwarf, die bereits durch eine eben merkliche Sprengung der Schale die Lebensfähigkeit ihres Inhalts dokumentierten. Nur so war eine wesentliche Abkürzung der Versuchsdauer und dazu eine gewisse Gewähr für die Verwendung gesunden, aktiven Materials gegeben.

Zur Ausführung des oben angedeuteten Experiments wurden die aus ihrer Fruchtschale befreiten Samen von *Corylus avellana* und *Amygdalus communis* mit einem Gipspanzer umgeben. Dieser war so beschaffen, daß er in dünner Schicht die Kotyledonenspitzen umschloß und um die Kotyledonenbasen einen dicken Mantel bildete. Das System hatte so die Form eines Kegels, in dem der Same eingebettet lag. Hierbei befanden sich die Kotyledonenbasen in dem widerstandsfähigeren Teil der Umhüllung, der Kegelbasis, während die Kotyledonenspitzen, von dünner Gipsschicht umgeben, in der Spitzenregion des Kegels ruhten. Durch diese Umkehrung der Verhältnisse müßte also bei einer wirklich stattfindenden Vergrößerung der Kotyledonenspitzen durch Wachstum die Sprengung des Gipsverbandes in der Kegelspitze zuerst erfolgen. Dieser Effekt tritt tatsächlich nach kurzem Aufenthalt im Keimbett ein.

Das gleiche Ergebnis wird auch durch ein anderes Experiment, das analog der Versuchsanstellung bei *Pinus Pinea* ausgeführt wurde, bestätigt.

An intakten Exemplaren von *Corylus* und *Amygdalus* war die Fruchtschalenbasis bis zur Hälfte ihrer Dicke durch Anfeilen oder durch einen median verlaufenden Sägeschnitt geschwächt und darauf die Frucht mit der Spitze schwach in Gips fixiert worden, um hier ein Aufspringen zu verhindern. Durch einen mit seinen freien Schenkeln ebenfalls in den Gipsblock eingelassenen U-förmigen Messingbügel, der der Fruchtbasis überlagert war, wurde die Frucht selbst unveränderlich festgehalten. Im Keimbett erfolgte nunmehr ein Aufspringen der Schale an der in ihrer Dicke geschwächten Basis.

Durch die angeführten Belege ist also ein Wachstum der gesamten Kotyledonen genügend erwiesen.

Wenn nun trotzdem das Öffnen der Früchte stets an ihrer Spitze erfolgt, so hat das in erster Linie wieder seinen Grund im

Bau der Fruchtschale selbst. Zudem scheint die Form der Früchte auch die Möglichkeit einer günstigeren Druckäußerung in der Spitzenregion wahrscheinlich zu machen.

Inwieweit ein bestimmter Bau durch Ausbildung einer Dehiszenzlinie an der Spitze der Fruchtschale gegenüber der Fruchtbasis eine geringere Festigkeit des Verbands bedingt, ließ sich auf folgendem Wege dartun.

Durch mediane Sägeschnitte, die senkrecht zu der Aquatorebene der Frucht geführt wurden, gewann ich aus den Schalen von *Corylus avellana* und *Prunus armeniaca* Ringe von ca. 5 mm Breite, deren jeder an einer Schmalseite von einem basalen und an der anderen von einem apikalen Schalenstück begrenzt war. Im Innern der Ringe ließ ich nun eine Sprengkraft in drei verschiedenen Abständen von der Spitze angreifen. Die praktische Durchführung des Versuchs geschah so, daß lufttrockene Erbsen mittels Siegellacklagern in die Ringe eingebettet wurden. Bei Berührung mit Wasser erfolgte die Quellung der Erbsen und Hand in Hand damit die Sprengung der Ringe. In allen drei Versuchsreihen, bei denen in der ersten die Erbse an der Basis, in der zweiten in der Mitte und in der dritten an der Spitze fixiert war und jede an ihrem Orte die wirksame Kraft übertrug, fand ohne Ausnahme die Lösung des Schalenverbandes in der Spitzenregion statt. Dieses Ergebnis kann nur die Folge einer geringeren Resistenz dieser Partie sein, da bei gleicher Festigkeit von Spitze und Basis der Sprengeffekt nach dem jeweiligen Angriffsorte der Sprengkraft eintreten müßte, also mindestens in einem Falle an der Basis hätte erfolgen müssen.

Die Vermutung einer aus der Gestalt der Frucht resultierenden besonders günstigen Druckäußerung an der Spitzenregion läßt sich durch folgende Betrachtung rechtfertigen.

Wie schon oben erwähnt, besitzt der von der Fruchtschale gebildete Hohlraum Keilgestalt. Sie ist besonders deutlich erkennbar bei einem senkrecht zur Äquatorebene der Frucht geführten Längsschnitt. Diese Form wiederholt sich bei allen Vertretern der Gruppe, auch bei den Juglandaceen, wo die Kotyledonen nur durch einspringende Septen unterbrochen werden, im übrigen sich aber in jedem Punkte die an anderen Objekten gemachten Beobachtungen auch hier bestätigen. In das erwähnte keilförmige Bett sind die Kotyledonen so eingelagert, daß ihre Basen mit der von ihnen eingeschlossenen Radicula in der Keilspitze liegen. Die Kotyledonenspitzen erfüllen die Keilbasis.

Mit beginnendem Wachstum preßt sich der Kern alsbald den umgebenden Schalenwänden an. Die nächste Folge ist nunmehr die Entspannung der Zellhaut, wodurch die osmotische Energie auf das Hindernis gelenkt wird. Jedes Flächenstück der Schale erfährt dabei zunächst den Druck der anliegenden Kotyledonenpartien. Mit der allmählichen Aktivierung des ganzen Systems gegen den Widerstand werden jedoch auch tiefer liegende Partien an der Druckerzeugung beteiligt, die nach der Größe ihrer wirksamen Oberfläche ihrerseits wieder benachbarte Gewebekomplexe pressen. Danach werden die mittleren und apikalen Kotyledonenpartien in diesem Sinne auf die basalen wirken. Nach Form und Lage der letzteren in dem keilgestaltigen Hohlraum erfahren dieselben eine passive Pressung durch die dahinter liegenden Zellschichten, woraus eine ausgesprochene Keilwirkung mit den daraus entspringenden Vorteilen zur Überwindung des vorliegenden Widerstands resultiert.

Nach erfolgter Sprengung treten die zweilappigen Kotyledonenbasen meist zuerst über die Fruchtschalenränder heraus, womit ein weiteres Aufklappen der Schalenhälften an der Fruchtspitze verbunden ist. Durch den entstandenen Spalt, der an der Spitze nur wenige Millimeter breit zu sein braucht, dringt nun die Wurzel hervor, indem sie zwischen den Kotyledonenbasen, die gegen die Schalenwände zu beiden Seiten gepreßt werden, herausgleitet. Danach scheint den Kotyledonenbasen eine gewisse Schutzfunktion für die hervortretende Wurzel gegen die harte Schale zuzuschreiben zu sein. Offenbar würde bei dem Fehlen dieser Einrichtung, die ich außer in dieser Gruppe auch bei anderen Keimungstypen beobachten konnte, das zarte Würzelchen beim Passieren des engen Spalts, den es oft noch durch eigene aktive Druckleistung erweitert, Gefahr laufen, sich an den scharfen Kanten der Schale zu verletzen.

Im allgemeinen ist für die Befreiung der Wurzel ein schmaler, an der Fruchtspitze nur wenige Millimeter breiter Spalt erforderlich. Das zeigt die Beobachtung der normalen Keimung und geht aus Experimenten hervor, wo eben aufgesprungene Früchte von *Corylus*, *Juglans*, *Amygdalus* und *Prunus cerasus* mit einem wenige Millimeter klaffenden Spalt zur Verhinderung weiteren Aufspringens mit der Basis in Gips fixiert waren. Erst mit dem Entfalten der Plumula bezw. des Epikotyls bei den hypogäischen Vertretern (*Amygdalus*, *Prunus cerasus* usw.) geht ein weiteres Öffnen häufig bis zu völliger Trennung der beiden Schalenhälften vor sich.

Anschließend prüfte ich noch, ob und in welchem Maße eine Sprengung des basalen Fruchtschalenverbandes stattfindet, wenn die Spitzenpartie der Fruchtschale entfernt ist, so daß der Wurzel und den Kotyledonenbasen bei ihrer Streckung kein Hindernis im Wege steht. Nach Beobachtungen von Pfeffer[1]) und Goebel[2]) über den korrelativen Einfluß der Achsenorgane auf die Kotyledonen lag es nahe, anzunehmen, daß mit sofort einsetzender ungehinderter Streckung der Wurzel ein Wachstum der Kotyledonen unterbleibt oder wenigstens merklich gehemmt wird.

Als Versuchsobjekte dienten *Corylus avellana*, *Juglans regia*, *Prunus cerasus*, *Amygdalus communis* uud *Armeniaca vulgaris (Prunus armeniaca)*. Durch einen quer verlaufenden Sägeschnitt löste ich die Spitze der Fruchtschale auf größeren oder kleineren Bezirk ab und übergab so die Früchte von neuem dem Keimbett. Es zeigte sich, daß in jedem Falle eine Sprengung der Fruchtschale eintrat, die sich von der Schnittstelle nach der Basis fortpflanzte.

Eine vermutete Wechselbeziehung zwischen dem Wachstum der Kotyledonen und der Wurzel war nicht nachweisbar.

Dagegen lieferten die Experimente in anderer Richtung einen positiven Ertrag, indem durch sie die schon oben gefundene Tatsache des Gesamtwachstums der Kotyledonen eine neue Bestätigung erhielt. Würden nämlich die Kotyledonenbasen allein die Ursache der Sprengung der Hüllen sein, so müßte dieselbe in vorliegendem Falle unterbleiben. Der Sprengeffekt an Früchten, die oft bis zur Hälfte der spitzenwärts gelegenen Schalenregion beraubt waren, kann nur eine Wirkung der Mittel- oder Spitzenpartie der Keimblätter sein, deren Gesamtwachstum damit verbürgt ist.

Zusammenfassend ergibt sich für die bisher untersuchten Vertreter dieses Keimungstyps:

1. Die Kotyledonen liefern durch ihr Wachstum einen allseitigen Druck, der die Hüllen sprengt. Dabei ist eine an der Fruchtspitze auftretende besonders günstige Druckäußerung, die durch die Keilgestalt des Kerns bedingt wird, nicht unwahrscheinlich.
2. Die regelmäßig wiederkehrende primäre Sprengung der Fruchtschalenspitze ist auch hier der geringeren Festigkeit,

---

1) Pfeffer, Physiologie, Bd. II, S. 142, 1881, 1. Aufl.

2) Goebel, Organographie, 1900, S. 590, 177.

die durch besondere anatomische Dispositionen dieser Region gegeben ist, zuzuschreiben.

Dem behandelten Typus müssen schließlich nach ihrem Keimungsmodus auch die Cyperaceen aus der Klasse der Monokotylen eingereiht werden. Nach Klebs[1]) zeichnet sich diese Familie durch das anfänglich ausschließliche Wachstum des Keimblattes aus. Der Kotyledon überwindet daher auch durch seine Druckleistung den Widerstand der Fruchtschale und durchbricht dieselbe zuerst. Mit weiterer Streckung des mittleren Teils des Keimblattes verläßt endlich die Hauptwurzelanlage die Hüllen und beginnt sich zu entwickeln, nachdem vorher an der Kotyledonarscheide ein Kranz von Würzelchen ausgebildet worden ist.

Das weitaus verbreitetste Mittel, dessen sich die Natur zur Überwindung des Samen- und Fruchtschalenwiderstandes bei der Keimung bedient, ist der aktive Druck des Embryo selbst, vornehmlich der sich streckenden Wurzel bezw. des Hypokotyls.

Typus 4. Die Frucht- und Samenhüllen werden durch den Wachstumsdruck der Wurzel bezw. des Hypokotyls gesprengt.

Eine solche Aufgabe ist uns für die Wurzel nicht befremdlich. Scheint sie doch gerade durch ihre Rolle, die sie im Leben der Pflanze spielt, am ersten zur Hervorbringung hoher Druckleistungen befähigt zu sein, da ihr ganzes Leben ein Kampf mit mechanischen Widerständen ist. Das zeigen uns die Beobachtungen in der Natur und ist durch die Untersuchungen Pfeffers[2]) gerade für diese Pflanzenorgane mittels exakter experimenteller Methoden bestätigt worden. Auch für das junge Keimwürzelchen, das noch in seinen schützenden Hüllen eingeschlossen ist, gelten die von Pfeffer gemachten Beobachtungen und Ableitungen, so daß für die Erklärung der Mechanik der Druckleistung die dort gefundenen Resultate auch hier Anwendung finden können.

Wir betrachten zunächst die allgemeinen Verhältnisse, unter denen eine Außenleistung der Wurzel innerhalb der Samen- und Fruchthüllen zustande kommt.

---

1) Klebs, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung: Typus 4 der Monokotylen, S. 571. Untersuchungen aus dem botan. Institut zu Tübingen, herausg. von Pfeffer, Bd. I, 1884.

2) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen, 1893.

Mit dem Erwachen des Lebens setzt im Embryo eine rasche Zellvermehrung ein, die eine Streckung der Achsenorgane, der Wurzel oder des Hypokotyls bedingt. Es ist ersichtlich, daß bei dem engen verfügbaren Raum, in den der Embryo eingebettet ist, sich den wachsenden Organen bald ein allseitiger Widerstand entgegenstellt. Ursache des Widerstandes ist stets die begrenzende Frucht- oder Samenschale, die direkt der sich streckenden Wurzel entgegenstehen kann, wie das bei allen endospermfreien Samen und Früchten und in solchen Fällen anzutreffen ist, wo die Wurzel nicht zwischen die Kotyledonen eingelagert ist. Mittelbar bietet die Samen- oder Fruchtschale Widerstand in Samen und Früchten, wo der ganze Embryo oder nur das Keimwürzelchen in eine Nährgewebeschicht eingebettet ist oder von den Kotyledonen umhüllt wird. In allen solchen Fällen, wo diese Inhaltsbestandteile der Samen und Früchte nicht selbst eine aktive Druckleistung hervorzubringen imstande sind, bilden sie als nächste Umgebung der wachsenden Achsenteile für diese die erste Widerlage, die sich einer Volumenvergrößerung entgegensetzt. Die erzeugte Wachstumsenergie des Embryos wird dann erst indirekt auf die umschließenden Hüllen übertragen. Für das Zustandekommen des endlichen Effektes ist das natürlich ohne Belang, hingegen werden diese baulichen Besonderheiten den zeitlichen Verlauf bis zur Erreichung der maximalen Außenleistung beeinflussen, eine Erscheinung, die wiederum von der Beschaffenheit der den Druck übertragenden Gewebe abhängt. Danach werden plastische, einer Pressung leicht nachgebende Gewebemassen, wie sie zahlreiche Endosperme repräsentieren, einer Druckwirkung so lange ausweichen, bis sie durch vollkommene Kompression des gesamten Zellverbandes dem wirksamen Druck Gleichgewicht halten. Erst dann setzt eine Übertragung der mitgeteilten Energie auf die Schalenwände ein. Bei weniger oder gar nicht plastischen Gewebemassen, wie sie uns in den Kotyledonen von *Quercus* oder *Castanea* zum Beispiel und in manchen Nährgeweben begegnen, geht naturgemäß die Vermittlung des Druckes schon nach kürzerer Zeit vor sich.

Welche konstruktiven Anordnungen auch immer vorliegen mögen, in jedem Falle sind die Bedingungen für das Zustandekommen einer maximalen Druckleistung, die die Sprengung der Frucht- und Samenschale ermöglicht, erfüllt. Jedesmal trifft die sich streckende Wurzel auf eine allseitige Widerlage. Solange das noch nicht erreicht ist, strebt die Wurzel durch fortgesetztes Wachs-

tum noch etwa vorhandene Hohlräume auszufüllen, indem durch ein einseitiges Auftreffen auf ein Hindernis das Wachstum korrelativ in jener Richtung ausgelöst wird. Diese Eigenschaft wachsender Pflanzenorgane, bei einem Auftreffen auf einen Widerstand den verfügbaren Raum auszufüllen, wird, wie schon oben berührt, von Pfeffer als plastisches Wachstum bezeichnet[1]).

Für das Durchbrechen der Samen- und Fruchtschalen ist diese Fähigkeit der wachsenden Wurzel von größter Bedeutung. Denn in erster Linie wird damit überhaupt erst die Möglichkeit zur Hervorbringung einer maximalen Druckentwicklung geschaffen und in zweiter Linie bedeutet der geschilderte Vorgang jedesmal auch eine Vergrößerung der wirksamen Querschnittsfläche des drucklieferndn Organs. In dem plastischen Wachstum ist also in jeder Hinsicht ein Mittel geschaffen, dem sonst unüberwindbaren Widerstande wirksamer zu begegnen.

Sobald die Wurzel sich allseitig der Widerlage angeschmiegt hat, tritt bei weiterem Wachstum der Zellwände eine Entspannung der Zellhaut ein, wodurch die frei werdende Turgorenergie gegen die Schalen gelenkt wird. Die größtmögliche Außenleistung wird zunächst mit vollkommener Entspannung der Zellhaut erreicht. Normalerweise stehen der Pflanze zu höherer Druckleistung keine Energiequellen zur Verfügung. Für die Wurzelspitze haben es jedoch Pfeffers Untersuchungen[2]) wahrscheinlich gemacht, daß hier nach vollkommener Hautentspannung bei verharrendem Widerstande eine Turgorschwellung eintreten kann. Wenn auch diese Erscheinung nicht allgemein verbreitet ist — Pfeffer konnte sie deutlich an *Vicia faba*, nicht aber an *Zea Mais* nachweisen —, so kann ihr Vorhandensein immerhin in gewissen Fällen bei größerem Schalenwiderstande von Bedeutung werden.

Zu diesen physiologischen Charakteren, die die Wurzel und besonders die Wurzelspitze zu Druckleistungen befähigen, kommen noch physikalische, die aus der Gestalt dieser Organe erwachsen und diese zur Erfüllung der an sie gestellten Aufgaben besonders geeignet machen.

Mit wenigen Ausnahmen ist nämlich die vorherrschende Wurzelform der Keil, der je nach der Ausbildung seines Bettes spitz oder stumpf sein kann. Für die Erklärung des Sprengungsvorganges

1) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung, S. 268.
2) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung, S. 274.

kommen daher die aus der Physik bekannten Prinzipien der Keilwirkung in Betracht. Die konische Wurzelspitze darf dabei jedoch nicht ohne weiteres mit einem starren Keil identifiziert werden. Vielmehr müssen wir uns dieselbe als einen variablen Keil vorstellen, der sich mit seinen Wandungen stets plastisch dem zu überwindenden Hindernis anschließt und dabei einen aktiven Druck auf die Wände ausübt.

Mit dieser aktiven Druckleistung der wachsenden Wurzelspitze ist aber die mögliche Kraftäußerung noch nicht erreicht. Bei dem Bestreben des Hypokotyls und subapikaler Partien der Wurzel, sich zu strecken, erleidet der aktiv sich ändernde Keil eine passive Pressung, die nach dem Ausgleichen einer anfänglichen Kompression des elastischen Zellgewebes auf die Radiculaspitze wirkt. Mit einer solchen Übertragung des Druckes rückwärts liegender Partien von größerem Querschnitt erfolgt also eine absolute Steigerung der Druckwirkung an der Wurzelspitze, wodurch auch eine höhere absolute Außenleistung erzielt wird.

Einer möglichst günstigen Ausnutzung der geschilderten Keilwirkung der Wurzel entspricht nun auch der allgemeine Bau der Samen und Früchte. Nur eine einzige Gruppe läßt ganz und gar jede Anwendung des Keilprinzips hinsichtlich des Baues und der Wurzelform vermissen. Es sind das Samen und Früchte, bei denen es zur Ausbildung eines Propfes oder Deckels zur Erleichterung des Austritts der Wurzel aus dem Samengehäuse gekommen ist.

Nach dem Bau von Same und Frucht und der dadurch bedingten Angriffsweise der Radicula bezw. des hypokotylen Gliedes zur Verwirklichung der Sprengung habe ich auch hier, um eine Übersicht zu gewinnen, eine Einteilung der zu diesem Typus gehörigen Keimungsformen versucht. Natürlich geschah die Aufstellung der Gruppen, in die der Haupttypus zerfällt, wieder nach möglichst allgemeinen Gesichtspunkten, nach denen sich die existierenden Sprengungsmodi einordnen lassen.

Die Zahl der Gruppen ist auch von Anfang dadurch beschränkt, daß die Samen und Früchte hinsichtlich ihres Baues und der Anordnung der Keimteile, also der Faktoren, die im wesentlichen das Sprengungsbild bedingen, keine große Mannigfaltigkeit zeigen. Im Gegenteil wird man überrascht durch die große Einheitlichkeit in der Konstruktion, die Samen und Früchte selbst entfernter Familien der Gymnospermen, Mono- und Dikotylen auf-

weisen, wenn man vergleichsweise die Fülle der Erscheinungs- und Gestaltungsformen der Blüten betrachtet.

Deshalb kann ich mich auch im folgenden in der Aufstellung der Gruppen auf die Charakteristik einer den betreffenden Modus illustrierenden Hauptform beschränken, nach deren Kennzeichnung es nicht schwer ist, andere Samen und Früchte gleicher Konstruktion einzureihen.

Gruppe 1. Die Radicula ist zwischen die Kotyledonen eingebettet, deren basale, zugespitzte Fortsätze der Radiculaspitze übereinandergefaltet anliegen. Der aktive Druck der Wurzel wird durch die Kotyledonen auf die Fruchtschale übertragen.

Typische Vertreter für diese Gruppe sind *Castanea vesca* und die *Quercus*-Arten. Bei der Keimung reißt die ledrige Hülle lokal an der Spitze in mehreren unbestimmten Längsrissen auf, die sich mit dem Hervordringen der durch die Wurzelspitze herausgepreßten Kotyledonenbasen mehr oder weniger in basaler Richtung vergrößern (Abb. 7). Schließlich tritt die Wurzelspitze selbst über die Schalenränder hervor und fixiert sich im Boden, ohne daß eine weitere Sprengung des Schalenverbandes stattfindet. Die zweilappigen Kotyledonenbasen legen sich auch hier, wie das schon im vorigen Typus beobachtet wurde, beim Heraustreten der Wurzel gegen die unregelmäßig aufgerissenen Ränder der Frucht- oder Samenhüllen und gewähren so einen gewissen Schutz gegen Verletzungen an den scharfen Kanten.

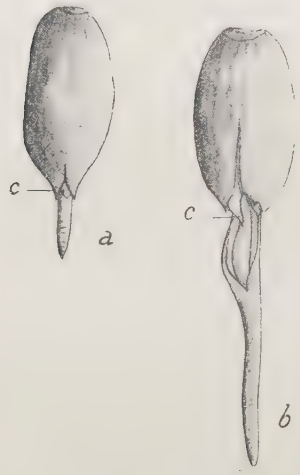


Abb. 7.
Quercus sp., bei *c* hervortretende Basalfortsätze der Kotyledonen.

Aus der bloßen Betrachtung des Keimungsbildes war nicht sofort ein klarer Einblick in die der Sprengung zugrunde liegenden Ursachen zu gewinnen. Gerade das Hervordringen der Kotyledonenbasen komplizierte die Verhältnisse und legte die Vermutung nahe, daß nicht allein in aktivem Wurzeldrucke die Ursache des Sprengeffektes zu suchen sei, sondern die Kotyledonen ebenfalls ein beschränktes Wachstum und einen positiven Anteil an der Druck-

entwicklung haben, wofür auch die Ausdehnung der Längsrisse bei der Sprengung der Fruchtschale von *Quercus* zu sprechen schien.

Folgende Versuche sollen einer Analyse der Erscheinungen dienen.

Die einfachste Prüfung der Frage nach einem etwaigen Wachstum der Kotyledonen und dessen Anteil an der Sprengung lag in der vollständigen Ausschaltung des Wachstums der Plumula und Radikula. Eine nach diesem Vorgehen eintretende Sprengwirkung wäre dann allein eine Folge der Tätigkeit der Kotyledonen. Zur praktischen Durchführung des Versuchs zerstörte ich an gesunden, keimfähigen Exemplaren von *Quercus* (zur Verwendung kamen verschiedene Spezies), die bereits im Keimbett verweilt hatten, die Radikula und Plumula durch Einstechen einer glühenden Nadel von der Fruchtspitze her. Die Fruchtschale selbst wurde dabei nur an der Einstichstelle verletzt. Die Kotyledonen blieben fast unversehrt. Nach mehrtägigem Aufenthalt im Keimbett im Wärmezimmer, wo überhaupt die meisten Versuche zur Abkürzung der Versuchsdauer Aufstellung fanden, zeigten sämtliche Versuchsobjekte 3—5 längs verlaufende Risse, ganz entsprechend dem Befund bei einer normalen Keimung. Dieser Effekt hat also seine Ursache ausschließlich in einer Schwellung der Kotyledonen durch Wachstum. Dem Einwande, daß diese Volumenzunahme einem Quellungsvorgang zuzuschreiben sei, ist damit begegnet, daß Exemplare verwandt wurden, die ihre Quellung bei vorausgehendem längerem Aufenthalt im Keimbett bereits beendet hatten.

Wenngleich auch mit diesem Ergebnis ein Wachstum der Kotyledonen erwiesen ist, so glaube ich das Experiment für die Beantwortung der gestellten Frage nicht allein als ausschlaggebend betrachten zu dürfen. Ich möchte es vielmehr nur als einen positiven Entscheid dafür ansehen, daß die Kotyledonen von *Quercus* überhaupt wachstumsfähig sind. Damit ist jedoch noch nicht nachgewiesen, daß das Wachstum genau so unter normalen Verhältnissen vorwaltet. Hier liegt die Möglichkeit nahe, daß es eine Folge der vorgenommenen Operation ist, durch die gewisse Korrelationserscheinungen ausgelöst werden. Eine Stütze dieser Ansicht sehe ich in Beobachtungen Goebels, der nach Entfernung der Stammknospe in gewissen nicht näher bezeichneten Fällen eine Vergrößerung der Kotyledonen bemerkt hat[1]), sowie in den durch Pfeffer

1) Goebel, Organographie der Pflanzen, 1900, S. 590, 177.

erwähnten korrelativen Einflüssen des wachsenden hypokotylen Gliedes auf die Samenlappen[1]).

Ich beschritt deshalb einen anderen Weg, und zwar suchte ich jetzt im Gegensatz zu dem vorhin angewandten Verfahren den Anteil der Wurzel an der Sprengung zu klären. Durch Anlegung eines Gipspanzers gelang es, eine mögliche Expansion der Kotyledonen, die die Fruchtschale sprengen konnte, zu verhindern. Die Einbettung von *Quercus*-Früchten geschah so, daß die gesamte Frucht bis auf eine beschränkte Spitzenpartie, der die Wurzelspitze ansteht, eingehüllt wurde. Durch nachträglich in den Gipsguß eingebohrte Kanälchen, die von außen bis auf die Fruchtschale reichten, war für einen genügenden Gaswechsel gesorgt. Nach kurzem Aufenthalt im Keimbett, das meist aus einer Mischung von Gartenerde mit grobem Sande bestand, war es in sämtlichen Einzelver-

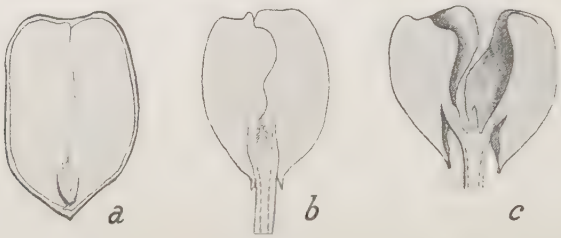


Abb. 8. *Quercus spec.* *a* = medianer Längsschnitt durch die Frucht zur Veranschaulichung der Lagerung der Basalfortsätze der Kotyledonen im ungekeimten Zustand. *b* u. *c* = medianer Längsschnitt durch den Fruchtinhalt in einem fortgeschrittenen Keimungsstadium.

suchen der Wurzel gelungen, die Fruchtschale auf dem allein möglichen Wege zu durchbohren. Eine wesentliche Mitwirkung der Kotyledonen an der Erreichung des Zieles war durch den Gipspanzer ausgeschlossen. Die Austrittsstelle der Wurzel war durch lokales Aufreißen der Fruchtschalenspitze gekennzeichnet.

Wenn auch hier, wie bei der normalen Keimung, die Enden der zweilappigen Kotyledonenbasen vor der Wurzel aus der Öffnung der gesprengten Fruchtschale heraustreten, so ist das zunächst nicht die Folge eines aktiven Wachstums, sondern lediglich das Ergebnis der Anordnung der Kotyledonen im normalen, ungekeimten Samen. Wie die Untersuchung des Baues zeigt, liegen die Kotyledonenbasenfortsätze übereinander geschlagen vor der Wurzelspitze

1) Pfeffer, Physiologie, Bd. II, S. 142, 1. Aufl., 1881.

(Abb. 8). Mit beginnender Streckung der letzteren bilden die Kotyledonarteile den ersten Widerstand und übertragen den lokal wirkenden Längsdruck auf die Fruchtschalenspitze. Nach Überwindung des Schalenwiderstandes klappt die drückende Wurzelspitze die übereinanderliegenden Fortsätze der Kotyledonenbasen wie zwei Flügeltüren, deren Flügel sich in erwähnter Weise den Rändern der gesprengten Fruchtschale anlegen, auf (Abb. 9). In der Tat entspricht auch die Ausdehnung der durch die Wurzel entfalteten Keimblattbasen, soweit sich durch vergleichsweise Betrachtung feststellen läßt, ihrer Größe in noch übereinandergelagertem Zustande.

Aus der Lagerung der Basalfortsätze der Kotyledonen vor der Wurzelspitze und ihrem Hervordringen mit der sich streckenden Radicula erklärt sich auch das eingangs charakterisierte weitgehende Aufreißen der Fruchtschale bei normal keimenden *Quercus*-Exemplaren. Naturgemäß überträgt sich der Druck der Wurzelspitze zunächst auf die basalen Keimblattteile, wirkt also damit durch eine größere Angriffsfläche auf die anstehende Fruchtschalenregion. Die von Natur aus lokale Druckwirkung der Wurzel wird demnach in eine mehr allgemeine verwandelt. Dieser Umstand ist die erste Ursache für eine weniger lokale Entstehung der Sprengungsrisse in der Fruchtschale bei der normalen Keimung, wodurch der Anschein einer aktiven Beteiligung der Kotyledonen an dem Effekt erweckt wird. Als zweite Ursache trägt nunmehr zu einer Vergrößerung der primär entstandenen Risse die passiv erfolgende Entfaltung der Kotyledonenbasenfortsätze bei, die in Gemeinschaft mit der vordringenden Wurzel eine bedeutende Erweiterung der Austrittsöffnung an der Fruchtspitze und eine basipetale Fortpflanzung der Risse bedingt.

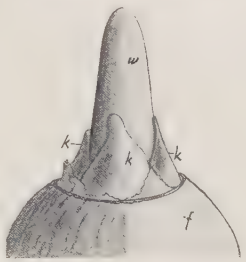


Abb. 9. *Quercus spec.* Frucht, welcher vor der Keimung auf beschränktem Bezirk die Spitzenpartie geraubt wurde. Die herausgetretene Wurzel *(w)* hat die Basalfortsätze der Kotyledonen *(k)* beiseite geschlagen. *f* = Fruchtschale.

Daß in der Tat die erste Sprengung der Fruchtschale und besonders die eben erwähnte weitere Realisierung der Überwindung des Schalenverbandes die Folge einer mehr oder weniger lokalen Druckwirkung der Wurzel und der als Druckübertrager und -verteiler fungierenden Kotyledonarteile auf die der Fruchtspitze zunächst liegenden Schalenpartien ist, ließ sich durch folgendes experimentelle Vorgehen dartun.

Von *Quercus*- und *Castanea*-Exemplaren löste ich den Spitzenbezirk der Fruchtschale in einem Durchmesser von höchstens 5 mm durch einen im Kreise geführten Schnitt ab und brachte ohne sonstige Behandlung die Versuchsobjekte in günstige Keimungsbedingungen (Abb. 9, S. 35). Bei der bald erfolgenden Keimung unterblieb jetzt das Aufreißen der Frucht- bezw. Samenschale, und dieselbe zeigte auch im ferneren Verlauf der Streckung der Wurzel keine Tendenz zur Sprengung. Eine Volumenzunahme der Kotyledonen durch Wachstum, was unter diesen Bedingungen allein die Ursache einer Sprengung hätte sein können, ist also in keinem Falle eingetreten.

Nach den bisher gekennzeichneten Erfahrungen ist es vornehmlich der in axialer Richtung wirkende Spitzendruck der Wurzel, der den Schalenwiderstand überwindet. Wenigstens zeigt das Experiment, wo *Quercus*-Früchte bis auf eine beschränkte Spitzenregion vollkommen eingebettet sind, daß diese Druckleistung allein imstande ist, die Fruchtschale zu sprengen.

Selbstverständlich wird von der wachsenden Wurzel gleichzeitig auch in radialer Richtung auf die anliegenden Kotyledonenwände eine Druckwirkung ausgehen. In dem eben erwähnten Experiment ist eine aktive Beteiligung dieses Druckes an der Sprengung durch den Gipspanzer unmöglich gemacht, und in den Versuchsreihen, wo das Schalenhindernis an der Spitze entfernt wurde, war die Entstehung eines nennenswerten Querdruckes durch die Wurzel ausgeschlossen. Stets wird dagegen eine solche Druckäußerung bei der normalen Keimung auftreten und unter Umständen von Einfluß auf das Sprengungsbild sein. Denn solange der Widerstand durch die Wurzelspitze nicht überwunden ist, strebt die Radicula durch ihr Dickenwachstum den etwa noch verfügbaren Raum auszufüllen, und mit Erreichung dieses Zieles wird die Energie gegen die Kotyledonen gelenkt. Dieser Querdruck überträgt sich nun durch letztere auf die Frucht- bezw. Samenhüllen, und es resultiert daraus eine weniger lokale Lösung des Schalenverbandes.

Daß bei nicht eintretender Spitzensprengung durch den Längsdruck allein der Querdruck zu Hilfe kommt und so eine absolute Steigerung der Energie herbeiführt, kann für Samen und Früchte von großer biologischer Bedeutung sein. Für den Fall, daß die Frucht- oder Samenhüllen für den axialen Längsdruck unüberwindlich sind oder Früchte und Samen sich in einem Keimungsmedium befinden, in dem vorgelagerte Steinchen oder andere feste Partikel

der eingeschlossenen Radicula die Sprengung der Spitze unmöglich machen, kann durch den noch verfügbaren Querdruck eine schließliche Sprengung herbeigeführt werden.

Ganz in gleichem Sinne glaube ich auch dem eingangs festgestellten möglichen Wachstum der Kotyledonen bei *Quercus* eine wichtige Rolle beimessen zu müssen. In Fällen, wo es der Wurzel vollkommen unmöglich ist, den Widerstand zu überwinden, setzt durch korrelatives Wachstum der Kotyledonen eine letzte denkbare Kraftentfaltung ein, die sich infolge der großen Oberfläche durch ihre absolute Höhe auszeichnet und wirksamer gegen ein Hindernis ankämpfen kann.

Die unter gewissen Bedingungen auftretenden Wachstumserscheinungen an Kotyledonen konnten nur bei *Quercus*-Früchten, nicht aber bei *Castanea vesca* nachgewiesen werden.

Die Vertreter von *Quercus* können daher als Übergangsformen vom vorigen zu dem vorliegenden Haupttypus angesehen werden, indem bei vorwaltender Anteilnahme der Wurzel am Sprengeffekt gelegentlich die wachsenden Kotyledonen als drucklieferne Organe in Betracht kommen. *Castanea vesca*, wo ausschließlich die Wurzel den Schalenwiderstand überwindet, gilt dann als idealer Vertreter der behandelten Gruppe.

Gruppe 2. Der Embryo liegt zentral im Nährgewebe eingebettet, das den Druck der wachsenden Radicula auf die Samen- oder Fruchtwände überträgt.

Hinsichtlich der Mechanik der Druckentwicklung gleicht diese Gruppe völlig der vorigen. Der Unterschied liegt allein in der Natur des druckvermittelnden Mediums.

Als charakteristische Vertreter fand ich: *Fagopyrum esculentum*, *Rumex*-Arten, *Ruta graveolens*, *Nigella damascena*, *Viola tricolor*, *Bupleurum rotundifolium*.

Bei Beginn der Keimung äußern sich die ersten Lebensregungen durch die Wurzel. Die umgebenden, meist sehr plastischen Nährgewebeschichten lassen bis zu einer gewissen Grenze eine Volumenvergrößerung der Radicula zu. Mit Erreichung einer endlichen Kompression des Nährgewebes wird aber die in der wachsenden Wurzel durch Entspannung der Zellhaut frei werdende Energie mittels des nicht mehr nachgebenden Gewebes auf die Samen- oder Fruchtwände übertragen. Durch die Gestalt von

Samen und Früchten, die am Radiculaende meist in eine Spitze auslaufen, ist es der Wurzel und den von ihr passiv bewegten Nährgewebekomplexen ermöglicht, eine ausgesprochene Keilwirkung zu entfalten.

Gemäß der Mächtigkeit der umhüllenden Nährgewebeschichten, besonders an der Radiculaspitze, entstehen zwei jedoch nur unwesentlich voneinander abweichende Sprengungsbilder.

Als Repräsentanten des einen beschreibe ich *Fagopyrum esculentum* und seine Keimung (Abb. 10).

Das Aufbrechen des Perikarps erfolgt am Gipfel der dreikantigen Schließfrucht, die sich in drei Klappen öffnet. Der Verlauf der Sprengung ist durch die drei Kanten vorgezeichnet, in denen die Flächen unter spitzem Winkel zusammenstoßen. Zwei der entstandenen Spalten pflanzen sich gewöhnlich über $^1/_4$ bis $^1/_5$ der Fruchtlänge fort, während die dritte Kante häufig bis zur Hälfte oder weiter aufreißt. Das der Radicula nur in dünner Schicht vorgelagerte Nährgewebe wird bald nach dem ersten Aufbrechen der Frucht von der Wurzelspitze durchstoßen und tritt nicht über die Schalenränder hinaus.

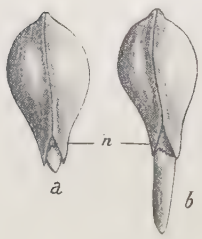


Abb. 10.
Rumex patientia (entspricht *Fagopyrum esculentum*). *n* = durchbrochenes Nährgewebe.

In diesem letzten Punkte liegt der Unterschied von der nun zu schildernden zweiten Keimungsform. Die Radicula ruht hier in einem dicken Nährgewebekomplex. Vertreter dieses Modus sind *Ruta graveolens* (Abb. 11), *Nigella damascena*, *Bupleurum rotundifolium* und *Viola odorata*.

Bei ihrem Wachstum trifft die Wurzel allseitig auf einen nachgiebigen Widerstand, der wiederum erst nach einer gewissen Pressung den Druck auf die Frucht- und Samenwände zu übertragen fähig ist. Mit Erlangung dieses Zustandes wird die Sprengung realisiert, womit eine plötzliche Aufhebung der Kompression der Zellelemente des Nährgewebes verbunden ist. Die vorstoßende Radicula beginnt nun die bisher zusammengepreßten Gewebemassen zu dehnen. So ereignet es sich, daß das Nährgewebe passiv durch die Radicula zu der gesprengten Spitze herausgeschoben wird und oft ein beträchtliches Stück hervortritt. Hiermit ist natürlich eine rasche Erweiterung der entstandenen Austrittsöffnung verbunden. Die passive Verlängerung des Nährgewebes erreicht schließlich, am Grenzwert der Dehnung angekommen, ihr Maximum, worauf die

Radicula die Zellschichten zu durchbohren beginnt und frei herausdringt (Abb. 11 *c* u. *d*).

Da das Hervortreten des Nährgewebes nicht nur in einem passiven Herausgepreßtwerden, sondern auch in einem Quellungsvorgang oder in eigenem Wachstum seine Ursache haben kann, stellte ich zur Klärung dieser Frage besondere Beobachtungen an.

Die etwaige Beteiligung eines Quellungsvorganges an dem Effekt wurde durch künstliche Sistierung des Wachstums, des Embryos sowohl wie des Nährgewebes selber, dargetan. Nach der schon angewandten Methode brachte ich die erwähnten Samen in Eiswasser von 0°, während durch Erbsen, die sich unter gleichen

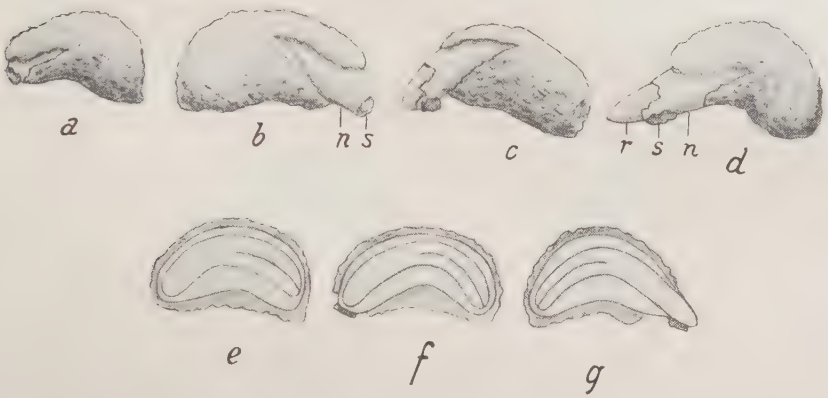


Abb. 11. *Ruta graveolens.* *a—d* = aufeinander folgende Keimungsstadien. *a* u. *b* = Nährgewebe durchbricht die Testa, *(s)* = anhaftender Rest der Testa. *c* u. *d* = Wurzel *(r)* durchbricht das Nährgewebe *(n)*. *e—g* = mediane Längsschnitte verschiedener Keimungsstadien.

Bedingungen befanden, der Quellungsverlauf kontrolliert wurde. Auch nach längerer Versuchsdauer zeigten die Versuchsobjekte keinerlei Veränderung, die in Quellung ihren Grund gehabt hätte.

Der Nachweis, wieweit aktives Wachstum des Nährgewebes selbst sein Hervordringen verursacht, war experimentell nicht zu erbringen wegen der Unmöglichkeit, das Wachstum des Embryos auszuschalten. Als Resultat zahlreicher Beobachtungen an medianen Schnitten in verschiedenen Quellungs- und Keimungsstadien und durch Vergleichung dieser Zustände untereinander ergab sich, daß die Bewegung des Nährgewebes über den Schalenverband hinaus rein passiv durch die vordringende Wurzel geschieht.

Letztere gleitet, gleichsam in eine Schutzscheide eingehüllt, hervor und wird so vor einer direkten Berührung mit den oft scharfkantigen Rändern der Bedeckungen bewahrt.

Gruppe 3. Die nährgewebefreien Samen und Früchte bergen je nach ihrer Gestalt einen gestreckten oder gekrümmten Embryo, der der Samen- oder Fruchtwand unmittelbar anliegt. Der Wurzelteil ist dabei stets einem keilgestaltigen Hohlraum eingelagert.

Als Beispiel seien die Früchte der Kompositen genannt, von denen *Helianthus annuus* als typischer Vertreter beschrieben sei (Abb. 12).

Die Frucht von *Helianthus annuus* ist länglich oval, seitlich zusammengedrückt und an der Insertionsbasis zugespitzt. Der Embryo liegt in der Samenhaut eingebettet und ist in dem Frucht-

Abb. 12. *Helianthus annuus.*
a = Längsschnitt in der Ebene der Dehiszenzlinie.
b = Längsschnitt senkrecht dazu.

gehäuse so orientiert, daß die Radicula in der Fruchtbasis lagert. Von hier ausgehend, wird die Fruchtschale durch den Druck der sich streckenden Wurzel in zwei Klappen aufgesprengt, wobei eine vorgebildete Zone geringerer Festigkeit in den durch spitzwinkliges Zusammentreffen der Flächen entstandenen Kanten den Weg der Sprengung vorzeichnet. Häufig schreitet der Spalt an einer mit dünneren Wänden versehenen Kante schneller fort, als an der anderen. Das Hervordringen der Wurzel bedingt meist eine Trennung der Klappen bis zu $^3/_4$ der Fruchtlänge (Abb. 13).

So viel kleine Abweichungen sich in der äußeren Erscheinung des Keimungsbildes der einzelnen Spezies, die hierher gehören, zeigen mögen, so stimmen sie alle in dem wesentlichen Punkte überein, daß der Akt der Sprengung durch eine ausgesprochene Keilwirkung der Wurzel unmittelbar auf die Samen- und Fruchtwände herbeigeführt wird.

Dazu sind durch die Gestalt der Früchte und Samen und durch die Lagerung der Radicula alle Bedingungen erfüllt. Die Frucht- oder Samenwände konvergieren unter spitzem Winkel an dem Radicularende. Die so eingeschlossene Radicula, die vor der Keimung den verfügbaren Raum nicht einnimmt, strebt mit erwachendem Leben in die Länge und legt sich den Seitenwänden an, ohne daß zunächst die Spitze auf ein Hindernis stößt. Danach äußert sich zuerst ein radialer Querdruck, wobei die Gestalt von Frucht oder Same wieder vorteilhaft einer möglichst günstigen Druckvermittlung seitens der Wurzel angepaßt ist. Mit der oben erwähnten seitlichen Abplattung der Samen und Früchte gewinnt der die Radicula bergende Raum einen elliptischen Querschnitt. Dieser Form paßt sich nun die Wurzel bei ihrem Wachstum an und vergrößert damit in der Richtung der großen Achse des elliptischen Querschnittes ihre drückende Oberfläche und kann dadurch eine höhere absolute Leistung vollbringen. Da mit weiterem Vordringen der Wurzel sich stets neue Partien den Schalenwänden anlegen, also zu den bereits aktiven Druckelementen stets neue in Wirksamkeit treten, so ist der ausgeübte Druck oft schon imstande, den Sprengeffekt herbeizuführen, lange bevor eine allseitige Berührung mit dem Widerstand eingetreten ist und damit eine mögliche maximale Energieentwicklung einsetzen konnte. Einen Beleg dafür lieferten *Helianthus*-Früchte, die bei nur teilweisem Kontakte des Embryo mit den Fruchtwänden im Keimbett zur Sprengung gelangt waren.

Abb. 13.
Helianthus annuus.

Diese Tatsache beweist, daß in solchen Fällen die der Pflanze verfügbare Sprengungsenergie weitaus größer ist, als die zu überwindende Schalenfestigkeit beträgt. Daß trotzdem der absolute Betrag der Außenleistung nicht gering zu sein braucht, geht aus der Größe der aktiven drückenden Oberfläche hervor.

Biologisch kann eine den normalen Schalenwiderstand übertreffende Sprengkraft insofern bedeutungsvoll werden, als unter natürlichen Keimungsbedingungen im Boden die wachsende Wurzel nur selten diesen Widerstand allein zu überwinden hat. Zumeist liegen Same oder Frucht selbst wieder in einem dicht umschließenden Medium, das auf ein Auseinanderweichen der Bedeckungen je nach seiner Beschaffenheit mehr oder weniger hemmend wirkt. So können entgegenlagernde Steinchen oder andere kompakte Körper,

die ihrerseits gegen Verschiebung durch die Erde fixiert sind, der Sprengung ein erhebliches Hindernis sein, zu dessen Überwindung der höchste disponible Energievorrat erforderlich wird. In der Reaktion gegen einen solchen Widerstand wird allmählich eine Steigerung der Außenleistung durch Oberflächenvergrößerung der Wurzel und des gesamten Embryo vor sich gehen, bis das Schaleninnere erfüllt ist und die vollkommene Entspannung der Zellhaut des Systems die endliche Höchstleistung auslöst.

Daß die gefolgerten Erscheinungen und der schließliche Effekt tatsächlich eintreten, geht aus Experimenten hervor, in denen durch Anlegen eines Gipspanzers ein künstliches Hindernis geschaffen worden war. Exemplare von *Helianthus annuus* und *Cucurbita pepo* wurden so in Gipsblöcken fixiert, daß das Radicularende der Frucht bezw. des Samens mehr oder weniger frei aus dem Gips hervorschaute. Durch diese Anordnung wurde entsprechend der Größe der jeweils frei herausragenden Fruchtschalenpartie ein größerer oder kleinerer Teil des Seitendruckes der Wurzel von dem Gipspanzer aufgenommen, während der verbleibende, vornehmlich von der Spitzenregion der Wurzel ausgeübte Druck ungehindert auf die uneingegipste Frucht- bezw. Samenpartie wirken kann. Die Sprengung erfolgte in jedem Falle, wenn überhaupt ein seitliches Ausweichen der Schalenhälften möglich war.

Gruppe 4. Die Radicula liegt peripher in einem meist keilgestaltigen Hohlraum, der durch eine Integumentfalte oder durch das Nährgewebe oder die Kotyledonen einerseits und die Samen- oder Fruchtschale andererseits gebildet wird. Das Durchbrechen des Schalenverbandes erfolgt durch die Druckwirkung der wachsenden Wurzel, insbesondere der Wurzelspitze.

Ausgeprägte Vertreter dieses Typus sind: *Aesculus Hippocastanum* (Abb. 14), Samen der Papilionaceen, von denen ich *Vicia faba* (Abb. 15), *Pisum sativum*, *Ervum Lens*, *Ononis rotundifolia*, *Phaseolus multiflorus* und *vulgaris*, *Lupinus albus* untersuchte, sowie die Samen der Caryophyllaceen (*Saponaria vaccaria* (Abb. 16), *Agrostemma githago*, *Dianthus*-Arten), viele Monokotylensamen und -früchte, so die *Potamogeton*-Arten, zahlreiche Gramineen (*Zea Mais*, *Triticum sativum* usw.).

Zur näheren Kennzeichnung des Keimungsbildes seien die Vorgänge bei *Aesculus Hippocastanum* beschrieben.

Der große, rundlich nierenförmige Same, der nach seiner Lagerung in der Frucht etwas seitlich komprimiert ist, wird von einer lederigen, braunen Testa umhüllt, die bis auf den großen, rundlichen Nabelfleck, der matt ist, eine glänzende Oberfläche besitzt. Die Radicula, als der eine Teil des großen Embryo, liegt peripher in einer Integumentfalte so fixiert, daß die Radiculaspitze der Mikro-

Abb. 14.
Aesculus Hippocastanum,
medianer Längsschnitt.

Abb. 15.
Vicia faba,
medianer Längsschnitt.

Abb. 16.
Saponaria vaccaria,
medianer Längsschnitt.

pyle zugekehrt ist. Den übrigen verfügbaren Raum nehmen die großen, dickfleischigen Kotyledonen ein, die auch die relativ kleine Plumula bergen (Abb. 14).

Bei einer Streckung trifft die Wurzel bald allseitig auf eine Widerlage, die durch ihr Bett dargestellt wird, und preßt sich in den Hohlraum ein. Dabei äußert sich die Druckwirkung in radialer Richtung als ein Zug auf das umgebende Samenschalengewebe, während an der Keilspitze noch dazu der axiale Längsdruck der Wurzelspitze wirksam ist. So findet denn auch an ihrem Angriffspunkte das Durchbrechen der Samenschale statt. Gleich einem spitzen Keil dringt die Wurzelspitze in das Schalengewebe ein und spaltet die Zellschichten der Samenschale, bis sie ins Freie gelangt. Die Testa zeigt dabei im ersten Akt der Sprengung einen schmalen lokalen Querspalt. Bei weiterem Wachstum der Wurzel vergrößert sich derselbe und pflanzt sich an ihren Seiten basalwärts in unbestimmten Rissen bis zu ihrer Insertionsstelle an den Kotyledonen fort, wobei sich ein klappen-

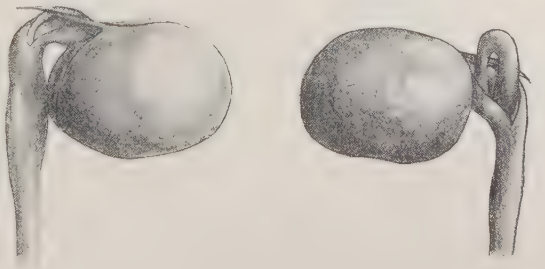


Abb. 17. *Aesculus Hippocastanum.*

artiges Samenschalenstück abhebt (Abb. 17, S. 43). Die gleiche Erscheinung finden wir auch bei einigen Leguminosen (z. B. *Vicia faba* [Abb. 18, 19], *Pisum sativum* und *Ervum Lens*) wieder. In anderen Fällen, wie bei *Saponaria vaccaria*, wird die Samenschale in kurzen, seitlich ausbiegenden, zähnchenartigen Klappen mehr lokal gesprengt, und bei *Lupinus* u. a. durchstößt die Radicula lokal an unbestimmter Stelle die dünnen Wandpartien, wobei die Samenschale unregelmäßig aufreißt.

Abb. 18.
Vicia faba (Seitenansicht). Stadien der Wurzelentfaltung.

Abb. 19.
Vicia faba (Aufsicht). Durchbruch der Wurzel.

In jedem Fall ist der Sprengeffekt das Produkt der aktiven Druckleistung der als Keil wirkenden, peripher gelagerten Wurzel. Eine Ausnahmestellung, die *Phaseolus multiflorus* einzunehmen scheint, soll am Schluß dieser Ausführung kurz behandelt werden.

Für die Diskussion der Druckentstehung gilt dasselbe, was schon einleitend von der Energieentwicklung durch die wachsende Wurzel im allgemeinen gesagt wurde und bei der vorhergehenden Gruppe über die Keilwirkung der Wurzel speziell erörtert worden ist.

Eine besondere Leistung steht in vorliegender Gruppe der Radiculaspitze zu, indem diese einer scharfen Schneide gleich die Gewebeschichten durchbohrt. Dafür ist sie durch den in ihr herrschenden hohen Turgor und die daraus resultierende Sprödigkeit des Zellverbandes hervorragend geeignet. Zudem liegen in der Spitzenform mechanische Vorteile begründet, die für eine stattfindende Durchbohrung von Membranen von Bedeutung sind. In der Annahme nämlich, daß subapikale Partien in axialer Richtung eine Pressung auf die Radiculaspitze ausüben, konzentriert sich hier auf einen relativ kleinen Querschnitt der absolute Druck der zurückliegenden größeren Querschnittsfläche der wachstumsfähigen Wurzelzone. Folglich wirkt auf ein kleines Flächenstück der Samen- oder Fruchtwand ein absolut höherer Druck. Sobald es damit der Wurzelspitze gelungen ist, in das vorgelagerte Hindernis einzudringen, was nach einer mehr oder minder großen Durchbiegung des meist nicht sehr resistenten

Gewebes erreicht wird, tritt sofort die Keilwirkung als unterstützender Faktor hinzu und hilft zur Realisierung des Durchbrechens der Schalenwand.

Eine exakte Analyse zur Feststellung der Anteile des aktiven Spitzendrucks und einer passiven Pressung war auf keinem Wege zu erhalten. Ob stets beide Möglichkeiten in Anspruch genommen werden oder der aktive Spitzendruck zur Erreichung des Effekts allein ausreicht, muß dahingestellt bleiben. Bemerkenswert ist jedenfalls auch hier die Tatsache, daß in einem gegebenen Falle, wo der Überwindung des Samenschalenwiderstandes ein größeres Hindernis entgegensteht, weitere verfügbare Energievorräte mobil gemacht werden können.

Mit Erfolg ließ sich dagegen die Frage durch das Experiment entscheiden, in welchem Maße der gesamte Querdruck der Wurzel an der Sprengung der Samen- oder Fruchtschale neben dem axialen Spitzendruck beteiligt ist. Versuchsobjekte waren: *Aesculus Hippocastanum*, *Vicia faba*, *Pisum sativum*, *Lupinus albus*, *Phaseolus vulgaris* und *multiflorus*. In einem Gipsguß wurden ausgequollene, gesunde Samen so eingebettet, daß der wurzelfreie Teil bis zur Hälfte in dem Gips lag. Der wurzeltragende Teil wurde unter Freilassung der Region, die die Wurzelspitze barg, mit einem quer verlaufenden Gipslager überdeckt. Eine freie Druckäußerung war also nur durch die Wurzelspitze möglich. Die in allen Fällen mit Ausnahme von *Phaseolus multiflorus* eingetretene Sprengung beweist, daß der Spitzendruck und ein geringer Teil des Seitendruckes, der, um überhaupt einen Austritt der Radicula zu gestatten, nicht auszuschalten geht, genügen, die Befreiung der Wurzel zu realisieren.

Abb. 20.
Lupinus albus,
medianer Längsschnitt.

Bei *Lupinus albus* und *Phaseolus vulgaris* ging dabei jedoch die Befreiung der Wurzel nicht so leicht vonstatten als bei Vertretern des Bautypus von *Aesculus* und *Vicia faba*. Das erklärt sich aus dem Bau der Samenschale in der Mikropylegegend. Bei *Lupinus* und *Phaseolus* ist hier gerade vor der Radiculaspitze ein ringwallähnlicher Wulst, der „Funiculuswulst“ ausgebildet, der im Verhältnis zur übrigen Samenschale von bedeutender Dicke ist (Abb. 20). Dieser bietet der sich streckenden Wurzel also einen erheblichen Widerstand dar, den sie im Experiment gezwungenerweise überwinden mußte, um ins Freie zu gelangen.

Unter normalen Bedingungen in der Natur benutzt die Radicula nicht den in der Richtung auf die Mikropyle vorgezeichneten Weg, sondern durchbricht seitlich die Samenschale vor dem Funiculuswulst an einer Stelle, wo diese nur geringe Dicke besitzt (Abb. 21).

Überhaupt geht aus den Beobachtungen der verschiedensten Keimungsbilder hervor, daß die Mikropyle als Passage für die Radicula oder sonst für die Sprengung irgendwelche Vorteile nicht bietet. Für den Keimprozeß hat sie, wie Mattirolo und Buscalioni an Papilionaceen gezeigt haben, den Zweck, den Flüssigkeits- und Gasaustausch von Sameninnerem und Außenwelt zu vermitteln[1]).

Ihre Direktion für das seitliche Durchbrechen der Testa erhält die Wurzel durch die Schwerkraft. Wurden Samen von *Lupinus albus* mit einer beliebigen Breitseite in horizontaler Lage in das Keimbett gebracht, so traten innerhalb der üblichen Keimzeit die Würzelchen sämtlicher Versuchsexemplare an der nach abwärts gekehrten Seite hervor. Wiederholt angestellte Versuchsreihen zeitigten stets dasselbe Resultat. Die auf den ersten Anschein befremdliche Tatsache einer solchen seitlichen Abweichung der Wurzel aus der durch die Integumentfalte vorgezeichneten Lage wird verständlich, wenn man die Lagerungsverhältnisse der Radicula und die Beschaffenheit der Samenschale betrachtet. Danach füllt das Würzelchen den verfügbaren Raum anfangs nicht vollständig aus, so daß mit einer beginnenden Streckung innerhalb enger Grenzen seitliche Abweichungen möglich sind. Da nun schon in diesem Stadium der richtende Einfluß des Geotropismus wirksam ist, so antwortet die Radicula in positivem Sinne durch eine Bewegung. Die Wurzelspitze trifft infolgedessen mehr oder weniger schräg auf die unteren Schalenpartien, die durch den Einfluß des Wassers gegen Drucke nachgiebig geworden sind, und durchbohrt diese. Noch eine andere Beobachtung illustriert den richtenden Einfluß der Schwerkraft auf die eingeschlossene Radicula. Samen von *Lupinus albus* waren zum An-

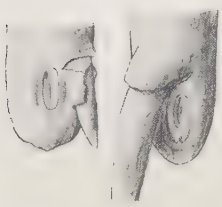


Abb. 21.
Lupinus albus.
seitlicher Durchbruch der Wurzel.

1) Mattirolo e Buscalioni, Ricerche anatomo-fisiologiche sui tegumenti seminali delle Papilionaceae. Torino 1889. Ref. in Bot. Ztg., 1890, S. 397.

quellen 2 Tage lang in horizontaler Lage, d. h. mit einer Breitseite nach unten in Wasser gehalten worden und wurden darauf im Keimbett mit senkrecht nach abwärts gerichteter Radicula angestellt. Die Würzelchen durchstießen jetzt infolge des einseitig induzierten positiven Geotropismus die vorher nach unten gekehrte Schalenwand.

Wenn hier und in anderen Fällen regelmäßig ein seitliches Durchstoßen der Hüllen anzutreffen ist, so liegt das darin begründet, daß die Keimwurzel infolge ihrer positiv geotropischen Orientierung dorthin gelenkt wird und hier den nur geringen Widerstand überwindet. Deshalb gelangt die Wurzel nie dazu, den in ihrer geraden Verlängerung vorgelagerten Funiculuswulst, der einen weit größeren Widerstand bietet, zu durchbohren. Damit ist also noch nicht die Unfähigkeit der Radicula bewiesen, auch dieses Hindernis zu bewältigen. Durch Anlegung einer zwangläufigen Führung veranlaßte ich deshalb die Wurzel in einem Experiment den Weg durch den Funiculuswulst hindurch ins Freie zu suchen. Dazu gipste ich vorgequollene Samen von *Lupinus albus* und *Phaseolus vulgaris* so ein, daß zwei Gipswälle die Radicula in ihrem Längsverlauf zu beiden Seiten begleiteten. Die Durchbohrung des massiven vorgelagerten Gewebekomplexes gelang ausnahmslos, wenn auch die Überwindung dieses Hindernisses größere Schwierigkeiten bot, wie aus dem zeitlichen Verlauf zu schließen war.

Anhangsweise sei hier das gänzlich abweichende Verhalten von *Phaseolus multiflorus* erwähnt. Die Sprengung der Samenschale scheint danach nicht das Produkt des aktiven Wurzelwachstums, sondern das Ergebnis einer Vergrößerung der Kotyledonenbasen in der Richtung der großen Achse des Samens zu sein. Wie weit dieses Verhalten normal ist oder als eine durch besondere Umstände bedingte Abnormität zu betrachten ist, habe ich nicht feststellen können. Die Vermutung liegt nahe, daß das benutzte käufliche Samenmaterial nicht vollkommen ausgereift und dadurch die Erscheinung verursacht war.

Die erste Sprengung der Testa äußert sich bei *Phaseolus multiflorus* durch einen Querriß zwischen Mikropyle und Wurzelspitze. Bei diesem Vorgange ist die Wurzel selbst nicht beteiligt, da sie den Schalenwänden in diesem Stadium nur lose anliegt. Diese Wahrnehmung bestätigt auch das folgende Experiment, in dem durch Eingipsen jede andere Druckäußerung bis auf die der Wurzel gehindert wurde. Eine Sprengung der Testa unterblieb. Die Ur-

sache des Effektes liegt also in einer Ausdehnung der Kotyledonen und zwar vornehmlich in einer Vergrößerung derselben in der Längsachse des Samens. Wird dieser Vorgang durch zwei quer verlaufende Gipswälle, die an die Samenenden gelegt sind, ausgeschlossen, so unterbleibt ebenfalls die Sprengung. Der bei der normalen Keimung entstehende Querriß ist demnach das Resultat von Zugkräften, die von der Längenausdehnung der Kotyledonen ausgehen. Bei vereitelter Vergrößerung der letzteren in der Querachse trat stets die übliche Sprengung ein.

In jedem Falle wurde erst nach Entstehung des Querrisses in der Testa ein Wachstum der Wurzel beobachtet, die durch diese Öffnung den Weg ins Freie findet.

Die folgende letzte Gruppe nimmt gegenüber den bisherigen insofern eine Sonderstellung ein, als dabei jede Anwendung des Keilprinzips zur Überwindung des Schalenwiderstandes fehlt.

Gruppe 5. Die senkrecht zur Schalenwand gerichtete Wurzel oder der wurzeltragende Teil des Keimblattes, die meist von zylindrischer Gestalt sind, bewirken bei ihrem Längenwachstum eine Druckwirkung in axialer Richtung senkrecht auf die vorgelagerten Wandelemente, die häufig als Deckel- oder Pfropfbildungen besonders zur Sprengung disponiert sind und mit ihrer Lösung eine Durchgangsöffnung für den Embryo schaffen.

Ihre hauptsächlichsten Vertreter weist diese Gruppe im Reiche der Monokotylen auf. Genannt seien die Familien der Zingiberaceen, Marantaceen, Musaceen und Cannaceen[1]) sowie aus der Familie der Palmen die Phoeniceen, Corypheen, Lepidocaryeen, Cococineen, Borrasseen und Areceen[2]), zu denen sich auch eine Reihe einheimischer Monokotylen gesellen.

Alle angeführten Vertreter weisen hinsichtlich der Lage des Embryo in bezug auf die Fruchtschale den gleichen Bau auf. Überall liegt das embryonale Pflänzchen mit nach außen gewandtem Wurzelende so in das Endosperm eingebettet, daß es nur durch eine dünne oder ganz fehlende Schicht des letzteren von der Frucht-

1) Tschirch, Physiologische Studien über die Samen. Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg, Vol. IX, 1891, p. 155.

2) Pfitzer, Über Früchte, Keimung u. Jugendzustände einiger Palmen. Berichte d. Deutsch. Bot. Gesellsch., Bd. 3, 1885, S. 32.

schale bezw. dem vorgelagerten Pfropf oder Deckelstück getrennt wird. Dabei ist der Embryo stets radial in der Frucht orientiert, so daß der vom Radicularende ausgehende Druck senkrecht zu dem vorgelagerten Schalenstück wirkt. Aus dieser konstruktiven Anordnung erklärt sich die von den sonst keilgestaltigen Wurzelformen abweichende Ausbildung des Radicularendes in dieser Gruppe. Dasselbe ist flach abgeplattet, schwach konkav oder konvex. Mit der Schaffung einer solchen Abschlußfläche von kreisförmigem Querschnitt, die sich meist mit dem etwa ausgebildeten Pfropf- oder Deckelstück deckt, sind die Bedingungen für die günstigste Druckausnutzung gegeben. Für das Zustandekommen einer maximalen Außenleistung ist durch eine allseitige Einbettung des Embryo gesorgt. In den meisten Fällen liegt derselbe in einem zylindrischen Hohlraum des resistenten Nährgewebes (Cocoineen usw.) oder wird seitlich begrenzt durch die an seiner Austrittsstelle ringwallartig eingekrempte Hülle, die ihn wie eine Röhre umgibt (*Commelina coelestis*, Abb. 22). Der Embryo wirkt so bei seiner Ausdehnung mit eintretendem Wachstum wie ein zwangläufig in einer Röhre geführter zylindrischer Stempel gegen das frontal den Ausgang versperrende pfropf- oder deckelartige Verschlußstück. Die dazu aufgewandte Energie wird allein durch das Wachstum des Embryo erzeugt und ist eine Funktion der kreisförmigen Querschnittsfläche des drückenden Organs. Da, wie oben erwähnt, der Embryo in das Nährgewebe eingebettet ist und dieses ihm als Widerlage dient, so ist eine Außenleistung durch ersteren nur möglich, wenn seine Wachstumsgeschwindigkeit die zugleich vor sich gehende Aufzehrung des Nährgewebes übertrifft.

Abb. 22. *Commelina coelestis*, medianer Längsschnitt. Der Embryo ist herauspräpariert, um die ringwallähnliche, röhrige Einkrempung der Hülle zu zeigen.

Zur Charakteristik des Sprengungsbildes in dieser Gruppe seien die Vorgänge an *Cocos nucifera* beschrieben, die den von mir beobachteten an *Cocos campestris*, *Cocos australis* und *„Latania“ (Livistona chinensis)* gleichen.

Der Keimling ruht hier hinter einem der drei deutlich erkennbaren „Augenflecke“ der dicken, harten Steinschale. Als erster sichtbarer Keimungsakt wird das scharf umschriebene deckelartige Verschlußstück abgesprengt, worauf das Wurzelende hervortritt. Die starke Wurzel durchwächst nun das Fasergewebe und verzweigt sich, um schließlich ins Freie zu gelangen.

2. Kapitel.

Untersuchung der Samen- und Fruchtschalen hinsichtlich ihrer baulichen Einrichtungen, welche die Befreiung des Embryo begünstigen.

Wie schon im vorigen Abschnitt gelegentlich der Sprengungsverhältnisse in den einzelnen Typen angedeutet wurde, ist für die Art und Weise des Öffnens der Samen und Früchte nicht allein die in ihrem Innern sich entwickelnde Energie und der besondere Modus ihrer Angriffsweise maßgebend, sondern wesentlich sind für das charakteristische Sprengungsbild anatomische und morphologische Bauverhältnisse mitbestimmend. Erst mit der genauen Kenntnis der Bauprinzipien von Samen- und Fruchthüllen in bezug auf äußere Gestaltung sowie besonders in Hinblick auf etwa vorhandene, vorgebildete Trennungsschichten oder sonstige Einrichtungen, die das Durchbrechen des Embryo erleichtern, können wir zusammen mit den übrigen Faktoren der Sprengung restlos das jeweils zustande kommende Sprengungs- oder Keimungsbild erklären. Trotz der Fülle der Arbeiten, die sich mit der Keimung der Pflanzen und mit dem Bau der Samen- und Fruchtschalen beschäftigen, liegen gerade über diesen Punkt nur gelegentliche Beobachtungen oder Andeutungen bis auf einige neuere spezielle Arbeiten vor.

Deshalb unternehme ich es, auf Grund eigener Beobachtungen und unter Verwendung der vorhandenen Literatur, deren an geeigneter Stelle gedacht werden soll, die Samen- und Fruchtschalen nach ihrer Konstruktion, soweit diese für das entstehende Sprengungsbild von Bedeutung ist, zu charakterisieren.

Die teils aus der bloßen Beobachtung, teils aus der mikroskopischen Untersuchung gewonnenen Ergebnisse wurden wieder unter Vereinigung aller Vertreter mit gemeinsamem Bautypus zu Gruppen zusammengefaßt.

1. Bautypus: Die Frucht- oder Samenschale zeigt deutliche, nicht verschlossene Öffnungen, durch die der Keimling ohne Hindernisse den Weg ins Freie findet.

Als typischer Vertreter dieser Gruppe ist mir *Coix Lacrymae*, eine tropische Graminee begegnet. Die etwa erbsengroße Frucht besitzt eine ca. 1 mm dicke, spröde Schale, deren Wand an der Außenfläche glashart ist, während zahlreiche median verlaufende

Gefäßbündel das ebenfalls sehr resistente übrige Schalengewebe durchziehen. An beiden Polen der etwas länglichen Frucht befindet sich je eine Öffnung, in welche nur ganz lockeres Fasergewebe, das den inneren Wandbelag der Fruchtschale bildet, hineinragt. Allein auf diesem Wege ist es dem Embryo möglich, bei seiner Entwicklung ins Freie zu gelangen, da seine Energie nicht entfernt hinreichen würde, das Fruchtgehäuse zu sprengen. Bei der Keimung tritt aus der einen Öffnung die Hauptwurzel hervor, während durch die Öffnung am Gegenpol das erste Blatt erscheint.

Offenbar stellt dieser Typus die günstigsten Bedingungen für eine Befreiung des sich entfaltenden Embryo dar. Nichtsdestoweniger ist er in der Natur nur selten anzutreffen. Ob diese Tatsache sich aus den Nachteilen erklären läßt, die dem Inhalt einer solchen teilweise ungeschützten Frucht bei längerem Aufenthalt im Boden erwachsen können, läßt sich nicht mit Sicherheit behaupten.

Wesentlich größer ist die Zahl der Vertreter namentlich aus der Klasse der Monokotylen, bei denen es zur Ausbildung eines deutlichen Verschlusses der Keimöffnung gekommen ist. Die Verwirklichung dieser Erscheinung wird von der Natur auf verschiedenem Wege teils durch Bedeckung der „Keimpori“ mit einer dünnen Membran oder durch Ausbildung scharf umrissener, widerstandsfähiger Verschlußstücke, die verschieden gestaltet sein können, erreicht. Das Vorhandensein solcher Einrichtungen führte zur Aufstellung eines weiteren Bautyps, den man sich mit dem vorhergehenden durch Übergänge, die nach der Vollkommenheit des ausgebildeten Verschlusses bestimmt sind, verbunden denken kann.

2. Bautypus: Die Fruchtschalen, die meist äußerst widerstandsfähig und von homogenem Bau sind, zeigen besondere lokale Austrittsstellen für den Keimling, die mit pfropf- oder deckel- oder klappenartigen Gewebekomplexen verschlossen sind, die sich bei der Keimung durch einen Innendruck lösen.

Als erster hat wohl Mirbel[1]) auf diesen Modus der Keimung, den er an *Canna*, *Tradescantia* und *Commelina* beobachtet hat, hingewiesen, indem er die große Regelmäßigkeit des Durchbruchs

1) Mirbel, Mémoires de l'Institut impérial de France, Tom. XI, 1810, p. 216.

des Keimlings hervorhebt, wobei eine so exakte Öffnung entsteht, „als wäre sie mit einem Durchschlag gemacht". Im Laufe der Zeit sind nun an einer großen Anzahl von Pflanzen ähnliche Bildungen aufgefunden und beschrieben worden. Tittmann[1]) und Irmisch[2]) fanden einen mehr klappenartigen Verschluß bei unseren einheimischen *Potamogeton*-Arten und Hegelmaier[3]) beschrieb die Pfropfbildungen bei *Pistia* und *Sparganium* und bei den Lemnaceen. Für die große Gruppe der Palmen wurde die Deckel- und Pfropfbildung, abgesehen von einer Beobachtung Karstens[4]) an *Bactris*, durch die Untersuchungen Pfitzers[5]) bekannt. Martius und Drude erwähnen dieselben in ihren Arbeiten über Palmen nicht besonders, obwohl sie die schon äußerlich abgehobenen Durchtrittsstellen des Embryo kannten. Allgemein sind solche Bildungen nach den Untersuchungen von Tschirch[6]) für die ganze Gruppe der Scitamineen, zu der die Familien der Musaceen, Zingiberaceen, Cannaceen und Marantaceen gehören. Aber nicht allein bei Monokotylen, sondern auch in der Klasse der Dikotylen kommen nach Solms-Laubach[7]) pfropfähnliche Bildungen in den Familien der Rafflesiaceen und Hydnoraceen vor, die die an dem Mikropylende vorhandene Unterbrechung der harten Steinschale ausfüllen.

Die große Bedeutung der Pfropf- und Deckelbildungen geht schon aus ihrer weiten Verbreitung durch ganze Pflanzengruppen hervor. Auf ihren speziellen biologischen Wert für den Keimungsvorgang deuten verschiedene Beobachtungen, die dartun, daß diese Bildungen neben anderen Funktionen in erster Linie als mechanische Vorteile für das leichte Durchbrechen des Embryo betrachtet werden müssen. In der Tat kann man sich für den wachsenden Keimling bei der oft ungeheuren Festigkeit der Hüllen (z. B. *Cocos nucifera*) keinen anderen Weg, ins Freie zu gelangen, denken, als durch die vorgebildeten „Keimpori".

Für diese Deutung der Pfropf- und Deckelbildungen scheinen vor allem drei Gesichtspunkte zu sprechen.

---

1) Tittmann, Denkschrift d. Regensburger Bot. Ges., 1822, S. 105.

2) Irmisch, Zeitschr. f. ges. Nat., Bd. 51, 1878, Taf. VIII.

3) Hegelmaier, Bot. Zeitung, 1874, S. 712; Hegelmaier, Die Lemnaceen, Leipzig, 1868.

4) Karsten, Abhandl. d. Berliner Akademie, 1874, S. 76.

5) Pfitzer, Berichte d. Deutsch. Bot. Ges., 1885, Bd. III, S. 32 ff.

6) Tschirch, Annales du Jardin Bot. d. Buitenzorg, Vol. IX, 1891, p. 143 ff.

7) Solms-Laubach, Flora, 1874, Nr. 22, S. 337.

Als einfachsten Beweis für die angedeutete Natur der behandelten Bildungen kann man die durch die konstruktive Anordnung bedingten mechanischen Eigenschaften annehmen. Danach sind sämtliche Pfropf- und Deckelverschlüsse so angelegt, daß sie einem von innen wirkenden Drucke leicht nachgeben und sich loslösen, so daß es auch dem direkt an der Innenfläche vorgelagerten Keimling keine Schwierigkeiten macht, den Verschluß durch den entwickelten Wachstumsdruck herauszustoßen. Dagegen widerstehen sie in hohem Maße einem von außen angreifenden Drucke. Damit schließen sich diese Einrichtungen neben ihrem Hauptzweck: als „Keimtürchen" zu wirken, zugleich zweckmäßig der Hauptaufgabe der Steinschale an, den Inhalt mit dem Embryo gegen Zusammenpressen durch radiale Außendrucke zu schützen.

Einen weiteren Beleg für die Bedeutung des Keimporus ergibt die Betrachtung der allgemeinen morphologischen Bauprinzipien der mit Deckelsprengung ausgerüsteten Früchte, indem die Keimöffnung als einzige Durchgangspforte für den wachsenden Embryo stets in einer bestimmten Lagebeziehung zu demselben steht, und die Beobachtung, daß in Fällen, in denen diese vorteilhafte Lagerung gefährdet ist, nach den Befunden Pfitzers an einigen Palmen besondere Einrichtungen zu ihrer Aufrechterhaltung vorgesehen sind.

Abb. 23. *Desmoncus prunifer*, Querschnitt (nach Pfitzer).

Meist ist eine unveränderliche Fixierung durch Einlagerung des Embryo in das der Fruchtwand fest anliegende Endosperm gesichert. Andererseits sind aber bei Palmen auch eine Reihe Vertreter bekannt geworden, wo das beim Austrocknen geschrumpfte Nährgewebe den festen Verband mit dem Steingehäuse verloren hat und damit frei beweglich wird. Eine dadurch möglich werdende Ortsveränderung gegen den Keimporus würde aber dem Embryo bei dem meist vorliegenden festen Schalengehäuse jede Aussicht, sich zu befreien, rauben. Das hätte notwendig den Untergang des Individuums zur Folge. Um deshalb trotz des Schrumpfens des Endosperms die unbedingt notwendige Orientierung des Embryo zum Keimporus zu gewährleisten, sind zweckmäßige Modifikationen im Bau getroffen. Diese können darin bestehen, daß die Steinschale ins Innere des Fruchtgehäuses vordringende Ausbuchtungen entsendet (*Bactris Plumeriana* Mart., *Desmoncus prunifer* [Abb. 23]) oder daß um den Keimporus herum ein nach innen vorspringender Ringwall durch die Fruchtschale

gebildet wird (*Martinezia erosa* Lind.). Bei einigen Cocoineen mit dünnem, peripher inseriertem Deckel beugt ein Ausläufer des Endosperms in die vorhandene grubige Vertiefung unter dem Deckel einer Lageveränderung des Inhalts vor (*Diplothemium campestre* Mart., *Jubaea spectabilis* Mart., *Cocos Gaertneri* [Abb. 24], *Maximiliana regia* Mart. [Abb. 25]).

Schließlich bestätigt auch die durch die Entwicklungsgeschichte festgestellte Wechselbeziehung zwischen Embryoentwicklung und Deckelbildung die Bedeutung der letzteren als Passage für das Keimpflänzchen. Danach kommt es in den meisten Gattungen der Palmen, wo sich nur ein Same entwickelt, während der Inhalt der anderen Fruchtknotenfächer und diese selbst völlig verschwinden, allein an dem „Augenfleck“ zu einer Ausbildung eines „porus pervius“ (Martius), d. h. eines wirklich durchgängigen Foramens mit leicht absprengbarem Deckel, unter welchem der aus der Be-

Abb. 24.
Cocos Gaertneri,
Querschnitt der Frucht
(nach Pfitzer).

Abb. 25.
Längsschnitt der durchgängigen
Keimöffnung von *Maximiliana*
regia (nach Pfitzer).

fruchtung hervorgegangene Embryo liegt. Die beiden anderen der drei angelegten und von außen ganz gleich aussehenden „Augen“, unter denen die steril gebliebenen und geschwundenen Fruchtknotenfächer lagen, sind als „pori coeci“ in keiner Weise zu einer leichteren Passage der Steinschale vorbereitet.

Nach der Gestalt der die Keimöffnungen verschließenden Gewebekomplexe läßt sich eine Einteilung in Pfropf- und Deckelbildungen vornehmen. Von einem „Pfropf“ wird man sprechen, wenn das Verschlußstück im Verhältnis zu seinem Durchmesser eine entsprechende Tiefenausdehnung hat, während ein „Deckel“ im Verhältnis zur Breitenausdehnung nur geringe Dicke besitzt. Es ist klar, daß diese Einteilung ohne Bedeutung und zudem ganz willkürlich ist.

Deutliche Pfropfbildungen kämen danach unter den Cocoineen, z. B. bei *Acrocomia sclerocarpa* und *A. Totai* (Abb. 26), unter den

Musaceen bei *Strelitzia reginae* (Abb. 27), bei *Pistia stratiotes* und dem einheimischen *Sparganium ramosum* vor. Als typische „Deckel" wird man die nur wenige Millimeter starken Verschlußstücke bei *Cocos nucifera, C. campestris* usw. bezeichnen.

Ihrer Form nach sind die Deckel- und noch mehr die Pfropfbildungen meist konisch, indem der größte Durchmesser außen nach der Peripherie der Steinschale zu liegt. Das ganze Gebilde verjüngt sich also nach innen und erfüllt die ebenso gestaltete Öffnung in der Frucht- oder Samenschale. Durch diese Konstruktion werden die oben charakterisierten mechanischen Eigenschaften begründet, wonach ein Eindrücken des Pfropfes von außen nicht oder nur äußerst schwer gelingt, ein Innendruck aber eine Lösung leicht bewirkt. Dieser Aufgabe, besonderen Schutz gegen

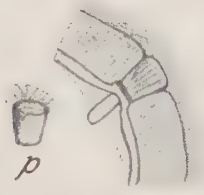


Abb. 26.
Verschlußpfropf der Steinschale von *Acrocomia sclerocarpa* im Längsschnitt, *p* = derselbe von der Seite gesehen (nach Pfitzer).

Abb. 27.
Strelitzia reginae, Längsschnitt durch den Samen (nach Tschirch).

radiale Außendrucke zu gewähren, ist auch die Gestalt der Begrenzungsflächen der Verschlußstücke angepaßt, indem die äußere meist konvex nach außen gewölbt ist, während die innere konkav oder plan ist.

Auch im inneren Bau der Verschlußstücke herrscht große Mannigfaltigkeit. So trifft man von einem lockeren Gewebe bis zu einem geschlossenen Verband fester, stark verdickter Steinzellen alle Übergänge an. Der Pfropf von *Acrocomia sclerocarpa* z. B. baut sich nach Pfitzer[1]) aus zwei kreisförmigen Abschlußstücken auf, die aus äußerst stark verdickten Steinzellen bestehen. Die übrige dazwischen liegende Gewebemasse besteht nur aus langgestreckten Faserzellen mit stark verdickten Wänden. Demgegen-

1) Pfitzer, l. c., S. 38.

über beschreibt Solms-Laubach[1]) den Pfropf in der Öffnung am Chalaza- und Mikropylende der Rafflesiaceen und Hydnoraceen als aus kleinzelligem und inhaltsarmem, dünnwandigem Gewebe gebildet.

Der Zusammenhang der Deckel- und Pfropfbildungen mit der übrigen Samen- oder Fruchtschale und den übrigen Samenteilen ist je nach der entwicklungsgeschichtlichen Ableitung ein loserer oder festerer. Bei *Elettaria*, *Amomum*, *Zingiber*, *Alpinia* und den Marantaceen ist das Verschlußgewebe nach Tschirch[2]) mit der Spitze des Embryosackes und zugleich an der Außenseite mit dem Arillus verwachsen. Schon mit eintretender Reife löst sich hier die Verbindung mit der übrigen Samenschale ganz oder bis auf eine dünne Schicht, so daß der bei seinem Wachstum sich verlängernde Keimling nur noch die nicht sehr feste Verbindung mit dem Embryosack zu überwinden hat. In zahlreichen anderen Fällen steht der Deckel oder Pfropf mit dem übrigen Samen- oder Fruchtschalengewebe in engerem Zusammenhang. Dafür bietet *Pistia* und *Sparganium* ein Beispiel, wo, wie Hegelmaier[3]) gezeigt hat, eine aus mehreren Zellagen gebildete Trennungsschicht angelegt ist, in der durch Druck die Lösung des Operculums stattfindet. Auch bei Palmen ist der Zusammenhang meist fester. Nach der Natur des Verbandes zwischen Verschlußstück und Hülle ist die Trennungsfläche glatt oder mehr oder weniger unregelmäßig.

Neben den eben dargestellten Pfropf- und Deckelverschlüssen, die während der Keimung durch den sich streckenden Embryo oder durch Teile desselben gelöst werden und dabei den Verband mit der übrigen Frucht- oder Samenhülle meist vollständig aufgeben, gehören dem vorliegenden Bautypus auch solche Samen und Früchte an, bei denen sich ein durch besondere anatomische Dispositionen scharf umschriebenes Stück der Schale infolge des bei der Keimung entstehenden Innendrucks klappenartig löst und gewöhnlich am übrigen Schalenverbande verbleibt.

Solche Einrichtungen weisen z. B. unter den Monokotylen die *Potamogeton*-Arten und aus der Klasse der Dikotylen Vertreter der Familien der Labiaten und Borragineen auf.

Bei *Potamogeton*-Arten biegt sich ein Teil der Fruchtschale

---

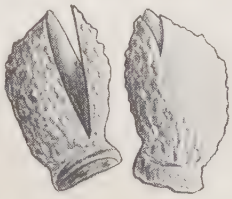
1) Solms-Laubach, l. c., S. 337.

2) Tschirch, l. c., S. 159.

3) Hegelmaier, Bot. Zeitung, 1874, S. 713.

als schmale gekrümmte Klappe ab[1]), und von Labiaten bieten *Ajuga* und *Teucrium* nach Joxes sowie eigenen Beobachtungen ein ähnliches Bild[2]). Die präzise Ablösung der Klappe wird hier durch die Ausbildung einer das Operculum vom übrigen Gewebe trennenden Schicht ermöglicht, deren Zellelemente eine andere Orientierung gegen den normalen Zellverlauf der Fruchtschale aufweisen und in der Verholzung zurückgeblieben sind.

Mit dem Auftreten der eben beschriebenen Klappenbildungen werden wir zu dem nächsten unterschiedenen Typus übergeführt durch Erscheinungsformen, bei denen das abgelöste, durch Anlage einer Trennungsschicht umschriebene Deckelstück größeren Umfang annimmt, so daß schließlich nur ein Aufspringen der Hüllen in zwei verschieden großen Klappen resultiert. Diesen Übergang vermittelt *Borrago officinalis*. Hier trennt sich von der Spitze her in zwei Kanten, in denen die Trennungsschicht verläuft, ein klappenartiges Fruchtschalenstück los, das bereits $^1/_3$ der Gesamtschalenfläche ausmacht (Abb. 28).



a *b*

Abb. 28.
Borrago officinalis.
a = abgestreifte Fruchtschale,
b = Wurzel durchbricht die Fruchtschale.

3. Bautypus: Die Frucht- oder Samenschale zeigt eine deutlich ausgebildete Trennungsschicht (Dehiszenzlinie), in der bei der Keimung ein regelmäßiges Aufspringen in zwei meist gleichen Klappen erfolgt.

Dieser Bautypus umfaßt den größten Teil der bei der Reife nicht aufspringenden Früchte und ist weit verbreitet. Von Samen gehören ihm die der Koniferen an. Trotzdem herrschte bis in die neueste Zeit über die Öffnungsverhältnisse bei der Keimung wenig Klarheit, da der Gegenstand nie einer eingehenden Untersuchung gewürdigt worden war. Man begnügte sich, auf das mehr oder weniger regelmäßige Aufbrechen oder Aufreißen hinzuweisen. Nur gelegentliche exakte Beobachtungen erwähnen die überraschende Regelmäßigkeit des Öffnens und suchen die Erscheinung zu deuten.

---

1) Irmisch, Hallische Zeitschr. f. Naturwissensch., 1878, Abb. 11—13.
2) Joxe, Ann. des Sc. nat. Botanique, 9. sér., Tom. XV, 1912, p. 301.

So macht Tittmann[1]) dafür eine „Naht" verantwortlich, welche die Bedeckungen in zwei Hälften oder Schalenstücke teilt. Auch De Candolle erwähnt das regelmäßige Aufspringen in zwei Klappen in einer Naht[2]) und weist auf den analogen Bau der Fruchthülle des Pfirsichs und anderer verwandter Früchte mit den Hülsen hin. Der Unterschied liegt nach ihm allein in dem verspäteten Aufspringen der „Steine". Außer solchen gelegentlichen Äußerungen über die nichtaufspringenden (indehiszenten) Früchte finden sich in der Literatur bis auf die neueste Zeit keine eingehenden Arbeiten, während die aufspringenden (dehiszenten) Früchte hinsichtlich ihres Baues sowie ihrer physiologischen Eigentümlichkeiten, die das Öffnen bedingen, hinreichend durch Kraus[3]), Steinbrinck[4]) und Leclerc du Sablon[5]) untersucht worden sind. Diese Lücke ist nun durch die im Jahre 1912 erschienene Arbeit von Joxe[6]) ausgefüllt worden, der die in Betracht kommenden nichtaufspringenden Früchte in Frankreich heimischer Pflanzen hinsichtlich ihrer Dehiszenzlinien anatomisch und entwicklungsgeschichtlich untersucht hat.

Seine Untersuchungen haben im wesentlichen für die indehiszenten Früchte das erwiesen, was schon von den aufspringenden bekannt geworden war. Ganz wie bei diesen finden sich hier Vertreter mit einer septiziden (*Alisma*, *Raphanus*, *Fumaria* usw.), loculiziden (*Corylus*, *Juglans*, *Olea*, Polygonaceen usw.) oder einer septiziden und loculiziden Dehiszenz zugleich (Rosaceen, Urticaceen usw.) an.

Die Trennungsschicht wird ohne Ausnahme stets schon während der Entwicklung des Perikarpialgewebes angelegt, indem sich einige oder mehrere das letztere quer durchsetzende Zellreihen bei der allgemeinen Gewebedifferenzierung des Fruchtknotens besonders ausbilden. Die Dehiszenzlinien sind also nicht erst das Resultat

1) Tittmann, Über den Embryo des Samenkorns und seine Entwicklung zur Pflanze, Dresden 1817, S. 62.

2) De Candolle, Pflanzenphysiologie, 1835, Bd. II, S. 316. Übers. von Röper.

3) Kraus, Über den Bau trockner Perikarpien. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. V, S. 83, 1866/67.

4) Steinbrinck, Untersuchungen über d. anatom. Ursachen d. Aufspringens der Früchte, 1873, Dissertation Bonn.

5) Leclerc du Sablon, Recherches sur la déhiscence des fruits à péricarpe sec. Annales d. sc. nat. Bot., 1884, Tom. XVIII.

5) Joxe, Sur l'ouverture des fruits indéhiscents. Ann. d. sc. nat. Bot., 1912, Tom. XV, p. 257.

späterer Lebenstätigkeit, wie etwa die Trennungsschicht beim Blattfall.

Ihrer histologischen Beschaffenheit nach stellen die Elemente der Dehiszenzlinie deutlich von dem übrigen Perikarpialgewebe unterschiedene Zellbildungen dar, die sich durch ihre Größenausdehnung und ihren Verlauf und oft auch durch ihre stoffliche Natur von diesem unterscheiden. Durch diese Gewebemodifikationen sind Regionen geringeren Widerstandes geschaffen, in denen das regelmäßige Öffnen der Fruchtschalen stattfindet. Die Trennung erfolgt dabei durch Auseinanderweichen, nicht durch Schwund des Gewebes.

Von einer umfangreicheren eigenen Untersuchung indehiszenter Früchte habe ich mit dem Erscheinen der Arbeit von Joxe abgesehen und brauche deshalb nur auf die ausführlichen, besonders auch die morphologischen und entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse der Dehiszenzlinien berücksichtigenden Ausführungen dieses Autors zu verweisen. Dagegen hielt ich es für angezeigt, in Ergänzung der dort veröffentlichten Beobachtungen eine genaue mikroskopische Analyse sowie einige Bemerkungen über den Verlauf der Dehiszenzlinien bei einigen der von mir im experimentellen Teile untersuchten hartschaligen Vertreter zu geben.

Die Herstellung der Schnitte zu der mikroskopischen Betrachtung gelang am vorteilhaftesten aus trockenem Schalenmaterial mit dem Rasiermesser und darauffolgendem Einbetten der Schnitte in Glyzerin und Wasser. Eine Methode, die Sklereiden durch Einfluß von Chemikalien zu erweichen, um sie für das Mikrotomschneiden geeignet zu machen, führte nicht zum Ziele.

Zunächst suchte ich durch Chlorzinkjod und Phlorogluzin-Salzsäure etwaige substantielle Unterschiede im Aufbau der Bedeckungen und Dehiszenzlinien festzustellen. Stets zeigten die sklerifizierten Zellelemente des Perikarps deutliche Holzreaktion und auch für die Elemente der Trennungsschicht galt in den meisten Fällen das gleiche *(Pinus Pinea, Juglans nigra, J. cinerea, Amygdalus communis, Prunus domestica, Pr. armeniaca).* Allein bei *Juglans regia* konnte ich einen Unterschied zwischen der Substanz der Dehiszenzlinie und der des übrigen Perikarpialgewebes feststellen, indem erstere deutliche Zellulosereaktion zeigte, während sich die letztere als verholzt erwies.

Die Verschiedenheit drückt sich auch äußerlich im mikroskopischen Bilde aus. Das Perikarp besteht aus polygonalen,

isodiametrischen, mit Kanälchen durchsetzten, dickwandigen Sklereiden. Die Dehiszenzlinie dagegen wird von einer 3—6 Lagen mächtigen Schicht von Zellen gebildet, die radiär die ganze Schalendicke durchziehen und in der Richtung der Mediane gestreckt sind (Abb. 29).

Auch in den übrigen Fällen gibt sich die Dehiszenzlinie durch die Strukturmodifikationen, die das Schalengewebe hier erfahren hat, im mikroskopischen Bilde klar zu erkennen, wie die beigefügten Abbildungen veranschaulichen. Bei *Juglans cinerea* sehen

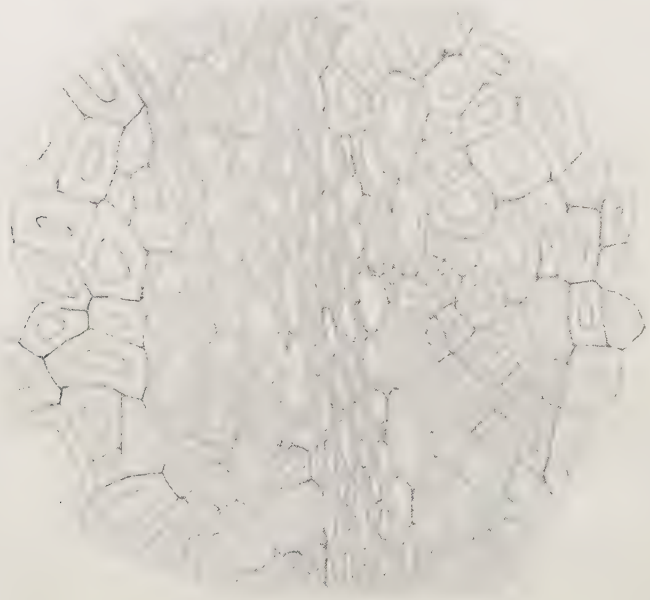


Abb. 29. *Juglans regia.*
Querschnitt durch die Steinschale in der Region der Dehiszenzlinie.
Vergr. 375.

wir das aus polygonalen, dickwandigen Sklereiden aufgebaute Schalengewebe von 4—6 Lagen kleinerer, mehr rundlicher, ebensolcher Zellen durchsetzt (Abb. 30). Dabei bietet sich im Quer- und Längsschnitt dasselbe Bild. Hierin weicht der Aufbau der Dehiszenzlinie, die die Samenschale von *Pinus Pinea* durchzieht, ab. Aus der Betrachtung des Quer- und Längsschnittes erweisen sich die Zellen der Trennungsschicht als in ihrem Querdurchmesser verringerte, aber in der Richtung des Längsverlaufs der Dehiszenzlinie gestreckte, dickwandige Sklereiden (Abb. 31). Wie bei *Juglans*

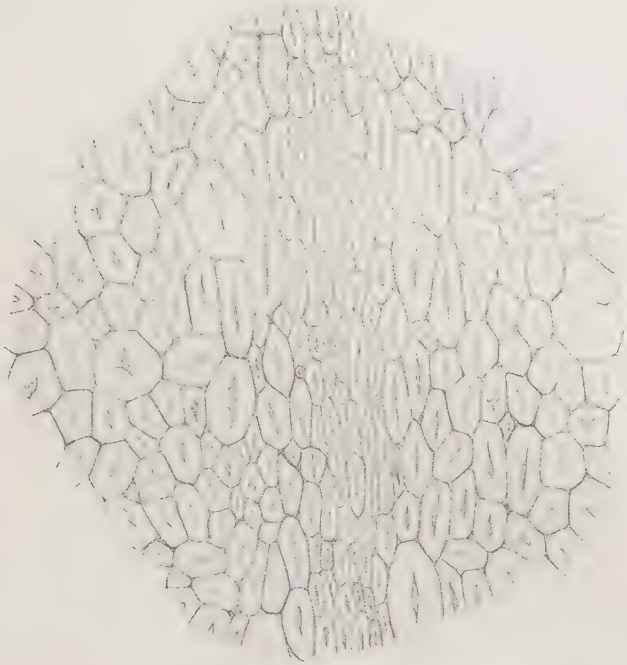


Abb. 30. *Juglans cinerea.*
Längsschnitt durch die Steinschale in der Region der Dehiszenzlinie.
Vergr. 375.

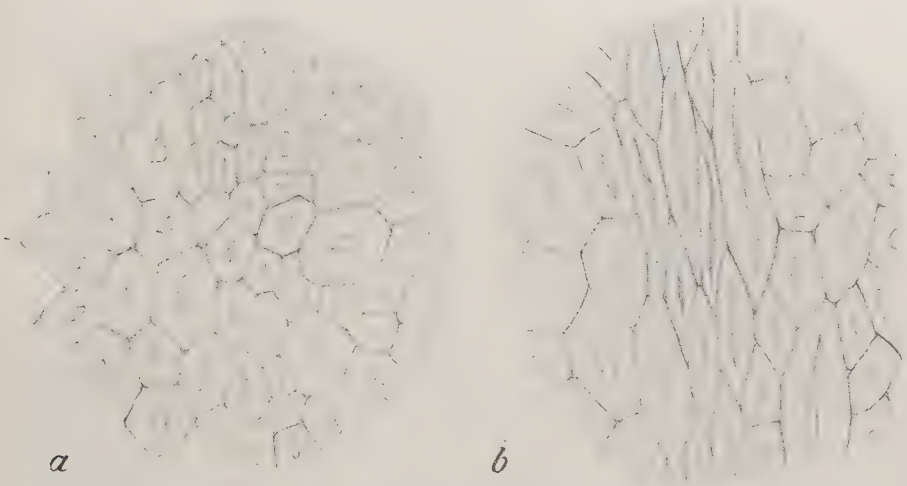


Abb 31. *Pinus Pinea.*
a = Querschnitt durch die Samenschale in der Region der Dehiszenzlinie.
b = Tangentialer Längsschnitt durch die Samenschale in der Region der Dehiszenzlinie.
Vergr. 375.

cinerea ist auch hier das vollkommene Fehlen von kommunizierenden Kanälchen in den dicken Wänden der Zellen der Dehiszenzlinie sowie des Grundgewebes hervorzuheben. Ein Schnitt durch das Steingehäuse von *Prunus domestica* sei als typisch für die untersuchten Vertreter der Rosaceenfamilie abgebildet. Polygonale Steinzellen, deren dicke Wände von feinen Kanälchen unterbrochen sind, bauen das Grundgewebe der Steinschale auf. Die Dehiszenzlinie gibt sich hier durch meist zwei Lagen rundlicher, kleiner,

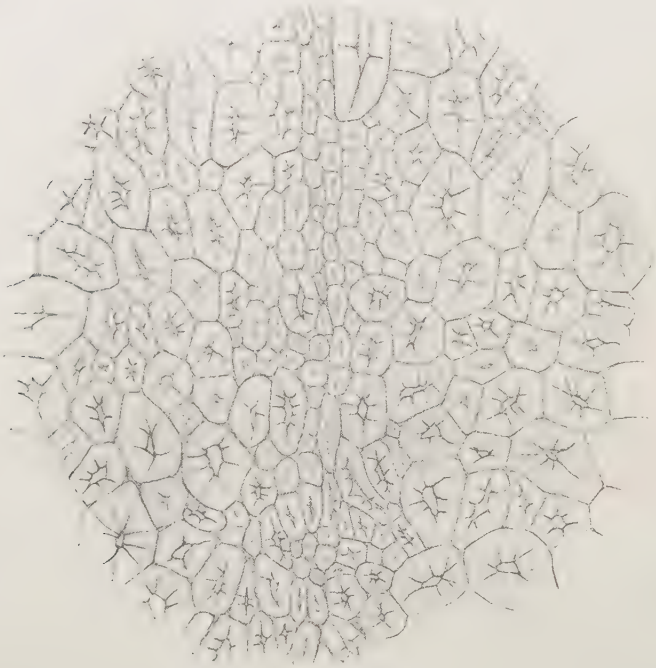


Abb. 32. *Prunus domestica.*
Tangentialer Längsschnitt in der Region der Dehiszenzlinie.
Vergr. 375.

ebenfalls sklerifizierter Zellen zu erkennen. Auch hier zeigen Quer- und Längsschnitt das gleiche Bild (Abb. 32).

Die Ausbildung und der Verlauf der Dehiszenzlinie gestaltet sich bei den verschiedenen Spezies durchaus verschieden. Meist durchzieht die Trennungsschicht das Schalengewebe in der Richtung des größten Umfangs von Frucht oder Same. Äußerlich ist der Verlauf häufig durch Längskanten, in denen sie sich birgt, oder eine „Naht“ (Sutur) angedeutet. Nicht immer kommt es

jedoch im ganzen Umfang der Frucht- oder Samenhülle zur Ausbildung einer anatomisch wohl differenzierten Trennungsschicht. Ein Beispiel dafür bieten die hartschaligen Vertreter aus der Familie der Rosaceen, *Corylus*-Arten sowie *Pinus Pinea*. Übereinstimmend erfährt die Dehiszenzlinie bei allen Typen eine ausgesprochene Differenzierung am Radicularende der Früchte und Samen, wo aus diesem Grunde auch stets die erste Sprengung erfolgt. Dagegen ist der Gegenpol meist durch vollkommenes Fehlen einer Trennungsschicht ausgezeichnet. Deutlich ist das an einem medianen Längsschnitt durch die Samenschale von *Pinus Pinea* und an Querschnitten erkennbar. Von der Samenbasis aus, die die Wurzelspitze birgt, zieht sich die Trennungsschicht an beiden Flanken des Samens bis zur Spitzenregion hin, um in das übrige Gewebe überzugehen, das sich also als homogen darstellt. Ähnlich gestaltet sich das Bild bei *Corylus avellana*. Hier zeigt die Fruchtspitze eine deutliche Differenzierung einer trennenden Schicht, während die Ausbildung der letzteren bereits teilweise in den Flanken und vollkommen in der Basis unterblieben ist. Dafür zeugt auch der oft unregelmäßige Verlauf der Sprengung.

Bei den untersuchten *Juglans*-Arten: *Juglans regia, J. cinerea* und *J. nigra* durchläuft eine Trennungsschicht den gesamten größten Umfang der sklerifizierten Schale, was auch aus den glatten, glänzenden Trennungsflächen besonders bei den letzten beiden Spezies hervorgeht. Allein bei den von der Basis nach dem Innern zu einspringenden Septen fehlt eine trennende Schicht.

Wieder andere Verhältnisse liegen bei den Angehörigen der Familie der Rosaceen vor. Eine Dehiszenzlinie ist hier nur in einer der beiden Längskanten, der ventralen ausgebildet. Wie schon erwähnt, läßt sich an den ovoiden, mehr oder weniger seitlich zusammengedrückten Steinen der Früchte vieler Rosaceen (*Prunus domestica, Pr. armeniaca, Pr. cerasus, Amygdalus communis* usw.) eine dorsale und ventrale Kante unterscheiden. Erstere birgt in ihrem Innern eine Rinne, in der die Gefäße des Fruchtblattes laufen. Die ventrale Kante erscheint bei äußerlicher Betrachtung kielartig zugespitzt. Die hier sich vereinigenden Fruchtblattränder stoßen in einer breiten Fläche zusammen. Dieser ventrale Rand allein trägt eine wohl differenzierte Trennungsschicht, die von der Spitze der Frucht nach der Basis das Karpellgewebe durchsetzt. Das erklärt die regelmäßig sich vollziehende erste Sprengung in dieser Region, der dann die Sprengung der dorsalen folgt. Ent-

sprechend dieser einseitigen Ausbildung der Dehiszenzlinie ergibt sich auch hier die Trennungsfläche nach der Lösung des Verbandes als glatt und glänzend, gleichsam als wären die Karpellränder hier nur verklebt gewesen. Die Bruchfläche der dorsalen Kante ist rauh und körnig und in ihrem Verlauf unregelmäßig.

4. Bautypus: Die Samen- oder Fruchtschalen sind mit mehreren Zonen geringsten Widerstandes ausgestattet, in denen bei der Keimung die Lösung des Verbandes erfolgt.

Zur Aufstellung dieses Typus führten die Beobachtungen und Angaben über den Verlauf der Sprengung und den Bau der Hüllen von Angehörigen aus der Familie der Polygonaceen *(Rumex, Fagopyrum)* und der Lepidocaryeen unter den Palmen[1]).

Bei *Rumex* und *Fagopyrum* sind drei solcher Zonen verminderter Widerstandsfähigkeit, in denen regelmäßig durch den Druck des wachsenden Inhalts die Sprengung erfolgt, ausgebildet. Sie sind äußerlich gekennzeichnet durch den Verlauf der drei Kanten des Perikarps, in denen die mehr länglichen und weniger dickwandigen Zellen, die hier radial orientiert sind, zu einer leichteren Lösung des Verbandes befähigen.

Ein ganzes Netz solcher Linien geringsten Widerstandes, in denen die Kontinuität des Schalenverbandes durch modifizierte Zellschichten unterbrochen ist, findet sich nach Pfitzer bei den Lepidocaryeen, jenen Palmen, deren Früchte vollkommen mit einem Schuppenpanzer umkleidet sind. Die Sprengung erfolgt daher stets in den Grenzlinien der einzelnen Schuppen.

Schließlich gehören zu diesem Typus auch alle Früchte, deren Hüllen — im übrigen homogen — durch den Verlauf von Gefäßbündeln unterbrochen sind, wodurch in diesen Partien infolge der Schwächung des Schalenwiderstandes die Sprengung eintritt. Einen solchen Befund weisen die *Quercus*-Arten auf. Durch den Druck der wachsenden Radicula (oder der Kotyledonen) zerreißt die Fruchtschale in der durch die median verlaufenden Gefäßbündel vorgezeichneten Richtung.

1) Pfitzer, l. c., S. 33.

5. Bautypus: Samen und Früchte besitzen keine besonderen Einrichtungen, die den Verlauf der Sprengung vorzeichnen oder die Befreiung des Embryos erleichtern. Die Hülle wird deshalb in unbestimmten Rissen gesprengt.

Aus dieser Charakteristik geht schon hervor, daß die Samen- und Fruchtschalen im Stadium der Keimung hinreichend geringe Festigkeit haben müssen, um durch die auf sie wirkenden Innendrucke zu reißen und den Keimling frei zu lassen. In der Tat erfahren auch, wie spätere Versuche zeigen sollen, die ohnehin nicht sehr resistenten Samen- und Fruchtschalen der hier in Frage kommenden Vertreter durch Aufenthalt in Wasser zumeist eine so weitgehende Depression der Festigkeit, daß sich jede Einrichtung zur Erleichterung der Sprengung erübrigt.

Aus dem Fehlen solcher Einrichtungen erklärt sich das relativ unregelmäßige und unbestimmte Aufplatzen der Schalen. Abgesehen von der Beschaffenheit derselben, ob spröde und brüchig oder lederig, wird in solchem Falle die Entstehung und der Verlauf der Sprengung in erster Linie von der Verteilung und Angriffsweise des Innendruckes abhängen. Die Lösung des Verbandes erfolgt dabei natürlich in jenen Regionen, in denen die Hüllen durch Verminderung ihrer Dicke den geringsten Widerstand bieten. Bei der stets wiederkehrenden spezifischen Sprengkraft und der gleichen Beschaffenheit der Hülle bietet sich trotz des Fehlens besonderer anatomisch bestimmter Einrichtungen, die eine charakteristische Sprengung bedingen, innerhalb derselben Art ein ähnliches äußeres Keimungsbild.

So trifft man bei Samen und Früchten dieses Typus, die von Natur oder erst im Keimungszustand eine lederige oder häutige Hülle besitzen, meist die folgenden Bilder hinsichtlich der Sprengung an:

1. Die Frucht- oder Samenschale wird lokal durchstoßen von dem Druck des sich streckenden Embryos oder durch das von ihm passiv gepreßte Nährgewebe. An der Austrittsstelle entsteht nur eine rundliche Öffnung, die sich bei weiterem Längen- und Dickenwachstum der Keimwurzel, dank der Dehnbarkeit der durchbrochenen Schale, nur vergrößert, ohne daß im ersten Akt der Keimung irgendwelche Risse entstünden. Beispiele: *Trigonella foenum graecum*

(Abb. 33), *Ligustrum vulgare, Capsicum annuum, Allium*-Arten usw.

2. Die Schale reißt durch lokalen Druck vom Angriffspunkte der Kraft in Rissen auf, die sich von hier nach rückwärts verlängern. Die gesprengte Hülle umschließt in lappigen oder zähnchenartigen Fortsätzen den Keimling an seiner Austrittsstelle. Beispiele: *Saponaria vaccaria* (Abb. 34) und andere Caryophyllaceen, *Viola*-Arten, *Lythrum salicaria* usw.
3. Aus dem übrigen Verbande der Schale löst sich bei der Keimung ein deckelartiges Stück ab, dessen Entstehung der Druckwirkung der Wurzel (oder indirekt des umgebenden Nährgewebes) auf die abgeplattete oder stumpfkonvexe Spitze von Frucht oder Same, aber nicht besonderen ana-

Abb. 33.
Trigonella foenum graecum.

Abb. 34.
Saponaria vaccaria.
a = Aufsicht,
b = Seitenansicht.

tomischen Dispositionen zuzuschreiben ist. Damit hängt es auch zusammen, daß der abgestoßene Deckel, den ich zur Unterscheidung von den oben (Bautypus 2, S. 51) beschriebenen Deckelbildungen als „falsche Deckelbildung" bezeichnen möchte, von minder bestimmtem Umriß ist. Beispiele: *Ruta graveolens* (Abb. 11), *Nigella damascena.*

4. Bei einer Reihe von Samen und Früchten, die nach dem Typus der Papilionaceen- oder *Aesculus*-Samen gebaut sind, löst die vordringende Wurzel ein klappenartiges Stück der Schale ab, das ebenfalls in seinen Umrissen nicht durch besondere anatomische Charaktere bedingt wird, sondern allein die Folge des allgemeinen morphologischen Aufbaues und der damit bestimmten Angriffsweise der drückenden Wurzel ist. Bekanntlich liegt letztere hier in einer Integumentfalte und dringt bei ihrem Längenwachstum in

tangentialer Richtung in die Zellschichten der Testa ein, so daß es zu einer förmlichen Spaltung derselben kommt, bis schließlich die Wurzelspitze die Freiheit erlangt und bei ihrem weiteren Längen- und Dickenwachstum die anliegende Schalenpartie durch eine kombinierte Druck- und Zugwirkung bis zur Insertionsbasis der Wurzel zu klappigem Aufspringen veranlaßt (Abb. 17, 18, 19).

Wenn die eben geschilderten Sprengungsbilder in erster Linie von dem direkt oder indirekt wirkenden lokalen Wurzeldruck erzeugt werden, so bietet natürlich auch der durch Volumenzunahme des Gesamtinhaltes hervorgerufene Allgemeindruck besondere Sprengungserscheinungen dar. Von vornherein wird man bei durchaus homogenem Bau der Schale — homogenen Druck vorausgesetzt — jede Regelmäßigkeit im Aufbrechen vermissen, ganz besonders in Fällen, in denen die äußere Gestalt von Same und Frucht nur geringe Abweichung von der Kugelgestalt zeigt, so daß jedes Flächenstück annähernd denselben absoluten Druck erfährt. In Wirklichkeit sind allerdings solche Verhältnisse nie realisiert. Die meisten in der Natur vorkommenden Samen und Früchte haben trotz der herrschenden Kontinuität im Schalenverbande an verschiedenen Stellen ihrer Hülle verschiedene Dicke und damit verschiedene Festigkeit, zudem auch nur selten vollkommene Kugelgestalt. Meist haben wir es mit seitlich platt gedrückten oder kantigen Bildungen zu tun, bei denen ein homogener Innendruck auf gewisse Flächenstücke seiner absoluten Größe nach ansehnlicher ist, als auf andere. Eine solche Betrachtung lehrt uns innerhalb einer Gruppe von gleichgebauten und gleichgestalteten Samen und Früchten eine immerhin auffällige äußerliche Übereinstimmung im Sprengungsbild verstehen.

Bei den mit häutiger Testa versehenen Samen oder Früchten, die durch Quellungsdruck gesprengt werden: *Chenopodina maritima*, *Ipomoea purpurea* usw., wird beispielsweise die Schale stets in einer großen Anzahl von Rissen, die die gesamte Oberfläche wie ein Netz umziehen, gesprengt (Abb. 1). Auffällig sind hinsichtlich ihres bei normaler Keimung fast regelmäßig auftretenden Sprengungsbildes *Ricinus communis* und andere Euphorbiaceen, die zu dem vorliegenden Bautypus gehören. Die meist seitlich zusammengedrückten Samen sind bis auf die in drei Kanten dachförmig zusammenstoßenden Basalflächen von kugeligen Flächenstücken begrenzt, die in ihrer Kontinuität nicht unterbrochen sind und im

gesamten Umfang annähernd gleiche Dicke aufweisen. Notwendig tragen die Breitseiten wegen ihrer Flächenausdehnung den größten absoluten Druck (S. 14) und üben so auf die polaren Flächenstücke und schmalen Kanten neben dem auf denselben lastenden radialen Druck auch noch einen tangentialen Zug aus. Dieser wird unbeschadet von den gewölbten Partien der Testa getragen, bringt aber die unter einem Winkel in Kanten sich treffenden Flächen des basalen Pols zum Auseinanderweichen, was durch die hier herrschende geringere Dicke der Testa noch begünstigt wird. Deshalb erfolgt das Aufreißen der Schale fast unregelmäßig mit derselben Präzision von der Basis aus nach dem Verlauf der drei Kanten, so daß entsprechend den drei Flächen sich nach der einen Breitseite des Samens ein flaches, zungenförmiges Stück loslöst, während sich nach der anderen zwei, gleich Käferflügeln auseinanderklaffende Schalenstücke schließlich durch weiteres Wachstum des Endosperms bis zur Samenspitze trennen (Abb. 2).

3. Kapitel.

Experimentelle Ermittlung der von wachsenden Endospermen und Kotyledonen hervorgebrachten Druckgrößen.

Wie schon aus der Darstellung der Keimungstypen hervorgeht, gehört offenbar in vielen Fällen, besonders bei Samen und Früchten, die mit einer dicken, aus festen Sklereiden gebildeten Hülle umgeben sind, ein hoher Innendruck dazu, eine Sprengung derselben und damit eine Befreiung des Embryos herbeizuführen. Wenn im 1. Kapitel versucht wurde, die verschiedenen Keimungsmodi nach der jeweils zur Realisierung dieses Vorganges in Anwendung kommenden Energiequelle und ihrer Wirkungsweise zu klassifizieren, so sollen jetzt die Methoden und Ergebnisse der experimentellen Feststellungen über die Druckgrößen einiger in dem Sinne gekennzeichneter Inhaltsbestandteile der Samen und Früchte mitgeteilt werden.

Die ersten exakten Messungen der von wachsenden Pflanzen zur Leistung einer Außenarbeit erzeugten Energie und die kausale Aufhellung der dabei stattfindenden Prozesse verdanken wir Pfeffer[1]). Wenngleich schon vorher einige Forscher Versuche zur Ermittlung

1) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen, 1893.

dieser Druckintensitäten angestellt hatten, so ist diesen Arbeiten nicht viel mehr Wert beizumessen, als daß sie die bereits bekannte Tatsache der Existenz hoher Außenleistungen durch wachsende Pflanzen bestätigen. Abgesehen von der Schwierigkeit, mit den angewandten Methoden überhaupt genaue Resultate zu gewinnen, verlieren dieselben ihren eigentlichen Wert, wenn nicht eine Beziehung auf vergleichbare Druckeinheiten möglich ist, da sich daraus allein die wirkliche Leistung bemessen läßt.

Mit zweckmäßig konstruierten Meßapparaten, die nach dem Prinzip des Federdynamometers gebaut waren, und unter Anwendung des bewährten Gipsverbandes gelang es Pfeffer, an zahlreichen Versuchsobjekten (Keimwurzeln, Keimstengeln, Algenfäden und Grasknoten) die Druckleistung zu ermitteln, und vor allem wurde durch diese Untersuchungen ein klarer Einblick in die Kausalität und Mechanik der Druckentwicklung durch wachsende Pflanzen gewonnen. Der sich dabei abspielenden Vorgänge ist bereits im 1. Kapitel wiederholt Erwähnung getan, so daß sich hier ihre erneute Darstellung erübrigt.

Die Erfahrungen an Keimwurzeln sowie die Betrachtung der hartschaligen Früchte und Samen legten es nun nahe, daß von den wachsenden Frucht- und Sameninhalten, wie sie in den Kotyledonen und Endospermen vorliegen, zur Überwindung des Widerstandes der Hüllen ebenfalls recht ansehnliche Druckleistungen erzielt werden. Ich versuchte deshalb, gestützt auf die Ergebnisse Pfeffers und unter Verwendung der bewährten Meßmethoden, eine zahlenmäßige Ermittlung der von genannten Inhaltsbestandteilen der Samen und Früchte hervorgebrachten Druckgrößen.

Das Versuchsmaterial, seine Anzucht und Vorbereitung.

Als wohlfeiles Versuchsmaterial boten sich von dem Typus mit wachsendem Endosperm *Ricinus communis* und *Pinus Pinea* dar, die durch relativ kurze Keimzeit und hohe Keimprozente jederzeit zu Experimenten zur Verfügung standen. *Ricinus communis* keimt bei 25° C innerhalb weniger Tage in einem Keimbett von Sägemehl, und bei *Pinus Pinea* erfolgt die Sprengung unter denselben äußeren Bedingungen nach ca. 8—14 Tagen. Schwieriger gestaltete sich die Erlangung von keimenden Exemplaren der hartschaligen Früchte mit wachsenden Kotyledonen. Alle hierher gehörigen Vertreter, die mir bekannt geworden sind, müssen bis zur

Einleitung der Keimung eine längere Ruheperiode durchmachen. Versuche, dieselbe abzukürzen, verliefen resultatlos, weshalb ich auf ihre genaue Beschreibung verzichten kann. Es sei nur erwähnt, daß ich die bekannten Frühtreibeverfahren von Molisch und Johannsen in besonderer Anpassung an die Objekte, sowie die von A. Fischer mitgeteilte Reizwirkung der Wasserstoff- und Hydroxylionen[1]) zur Erreichung dieses Zieles nutzbar zu machen suchte. Auch war eine Abkürzung der Ruheperiode durch Aufenthalt der in Kästen ausgesäten Früchte im temperierten Raume nicht zu bewirken. Nach diesen Erfahrungen war ich lediglich auf das Material angewiesen, das im Herbst in Kästen ausgesät, vor strengem Winterfrost geschützt, im Frühjahr zur Keimung gelangte. Von der großen Zahl der ausgesäten Arten eignete sich zu den Versuchen am besten *Corylus avellana*, das dank seiner ungleichen Keimzeiten — es keimte von April bis August — stets hinreichend in brauchbaren Exemplaren zur Verfügung stand. Der sonst gut verwendbare *Amygdalus communis* keimte mit so großer Gleichmäßigkeit, daß nach einigen orientierenden Versuchen die gesamte Aussaat in einen zu den Experimenten ungeeigneten Keimungszustand übergegangen war. Von einer Druckmessung an Früchten von *Juglans*-Arten wurde abgesehen wegen der Unmöglichkeit einer genauen Querschnittsbestimmung der zerklüfteten Kotyledonen, die zur Ermittlung der wirksamen drückenden Fläche nötig ist.

In der Auswahl der Objekte, die einem Druckmessungsversuch unterworfen werden sollten, verfuhr ich bei *Pinus Pinea* und *Corylus avellana* so, daß jedesmal nur Exemplare verwandt wurden, die schon im Keimbett einen schwachen, eben bemerkbaren Spalt, der durch aktive Sprengwirkung des wachsenden Inhaltes entstanden war, aufwiesen. Nur dadurch war ein sofortiges und möglichst schnelles Ansteigen des Druckes im Versuch garantiert und auch zugleich eine gewisse Sicherheit gegeben, daß ein mögliches Mißlingen des Experimentes nicht in Eigenschaften des Frucht- oder Sameninhaltes selbst, sondern in äußeren Umständen, der Versuchsmethodik oder dem Keimbett zu suchen ist.

Die weitere Vorbehandlung der hartschaligen Objekte bestand nun darin, die bereits eingeleitete Sprengung der Schalen vor dem Einbetten in den Apparat vollständig durchzuführen. Denn zur

1) A. Fischer, Wasserstoff- und Hydroxylionen als Keimungsreize. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXV, 1907, S. 108.

Feststellung der Druckleistung, die der Inhalt zu entwickeln fähig ist, mußte vorher jedes Hemmnis, was einen Druckverbrauch neben den auf den Apparat übertragenen herbeiführen konnte, beseitigt werden. Es ist erforderlich, daß die gesamte entwickelte Energie frei auf die Meßfedern wirkt.

Unter Anwendung eines Messers gelang es meist leicht, durch Aufbrechen eine vollständige Trennung der Schalenhälften zu bewirken, die besonders bei *Pinus Pinea* stets genau in der vorgebildeten Dehiszenzlinie erfolgte. Bei *Corylus avellana*, wo der Verlauf der letzteren nicht so deutlich über den ganzen Umfang ausgeprägt ist, führte ich, um eine saubere Trennung zu erhalten, zuvor in der angedeuteten Sprengrichtung im Meridian der Frucht einen Laubsägeschnitt.

Anders wurde in der Vorbehandlung von *Ricinus communis* verfahren. Um auch hier zwei gleiche Schalenstücke, die den Kern während des Aufenthaltes im Druckapparat als Deckel und Boden zum Schutz umgeben sollten, zu erhalten, was bei normaler Sprengung im Keimbett nicht möglich ist (Abb. 2), so wurde an ausgewählten kräftigen Samen zuvor im Verlauf des größten Umfanges ebenfalls ein Sägeschnitt geführt und dann erst der Keimprozeß in Sägemehl eingeleitet. Innerhalb kurzer Zeit fand nun mit einsetzendem Wachstum des Endosperms ein Auseinanderweichen der Testa in zwei gleichen Teilstücken statt.

Die Apparate.

Zur Ausführung der Messungen bediente ich mich anfangs sämtlicher vorhandener Dynamometermodelle, wie sie Pfeffer als „Druckfeder“, „Schraubklemme“ und „Zangenapparat“ beschrieben hat[1]), wobei ich entsprechende, der speziellen Technik angepaßte Abänderungen der Pfefferschen Anordnung traf. Da sich jedoch im Laufe der Untersuchungen die „Schraubklemme“ als die handlichste und vorteilhafteste Konstruktion für meine Zwecke herausstellte, fertigte ich nach dem vorhandenen Modelle zwei weitere, etwas größer dimensionierte Apparate an, mit denen ich in der Folge ausschließlich experimentierte. Ich übergehe deshalb auch die Beschreibung der speziellen Versuchsanordnung mit dem „Zangenapparat“ und der „Druckfeder“ und beschreibe nur die „Schraubklemme“ und ihre Anwendung.

1) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung, S. 250.

Wie die Abbildung 35 zeigt, besteht der Apparat im wesentlichen aus einer Schraubzwinge aus Messing. Das freie Ende der Schraubenspindel trägt ein Tischchen *(t)*, das durch eine Stangenparallelführung *(s)* beim Heben und Senken durch Drehung der Spindel in seiner Lage zu den Messingarmen gehalten wird. An dem Tischchen werden durch zwei Schrauben *(r)* die Meßfedern befestigt.

Letztere bestehen aus breitem, zu Ellipsen gebogenem Uhrfederstahl *(f)*, dem zwei Messingplatten, die eine zur Fixierung an

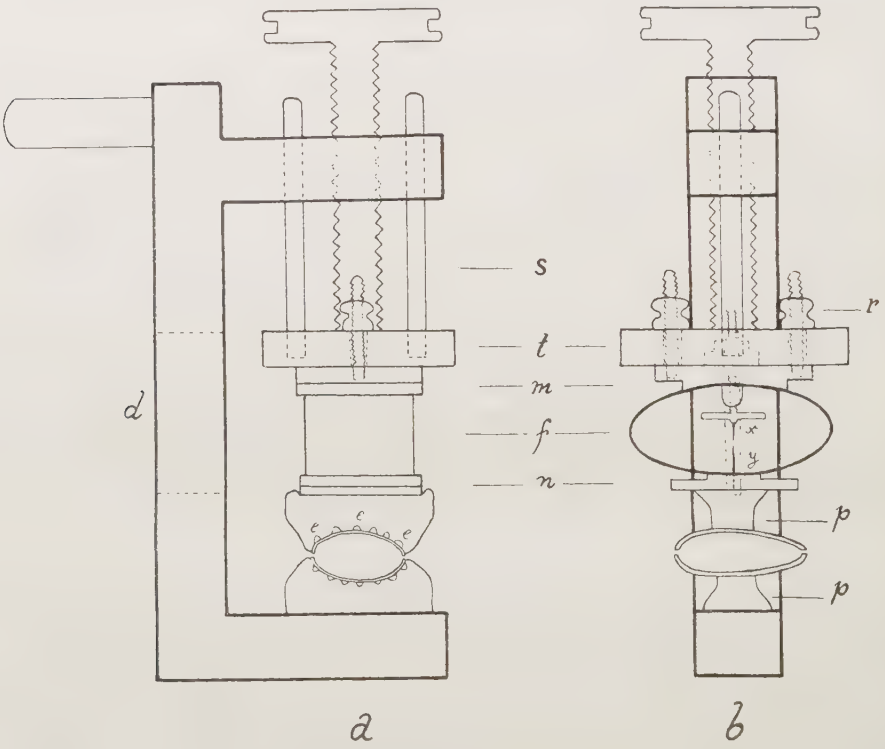


Abb. 35.

den Schraubklemmentisch *(m)*, die andere *(n)* zur Aufnahme des Druckes an der konvexen Seite der Ellipse senkrecht zu ihrer kleinen Achse angenietet sind, während in das Innere von zwei Löchern, die sich in der Mitte jeder Platte befinden, zwei gegenüberstehende Nadelspitzen *(x, y)* hineinragen.

Die durch Druck bewirkte Kompression der Feder und die damit verbundene Näherung der Nadelspitzen wird mikrometrisch durch ein Ablesemikroskop verfolgt. Die Eichung der Apparate

geschah durch Auflegen von bekannten Gewichten. Danach erfolgte für die benutzten Federn bei einer Belastung von 1000 g eine Näherung der Spitzen um 16,2, 18 und 23,5 Teilstriche der Mikroskopskala. Einem Teilstrich entsprach demnach eine Belastung von 61,73, 55,56 und 42,55 g.

Obgleich, wie die eben angeführten Zahlen erkennen lassen, ein Ablesungsfehler um Bruchteile eines Teilstrichs der Skala einen ziemlich großen Gewichtsfehler bedingt, so erweist sich der entstandene prozentische Fehler im Verhältnis zu den gemessenen hohen Druckwerten als unbedeutend.

Die Apparate wurden stets in vertikaler Stellung benutzt und waren durch Klemmen an einem Dreifußstativ montiert, das zugleich zwei Ringe zur Aufnahme des Blumentopfes mit dem Keimbett und eines Untersetzers zur Wasserversorgung trug. Eine weitere Stativklemme diente zur Befestigung der Glühlampe, die zur Beleuchtung der Nadelspitzen ihr Licht durch den in den Verbindungsschenkel der Schraubklemme gesägten Spalt *(d)* warf.

Die gesamte Anordnung fand für den Verlauf des Versuches Aufstellung auf zitterfreien Holzböcken im Wärmezimmer des Instituts.

Das Ansetzen der Versuche und die Druckmessung.

Die Fixierung der Versuchsobjekte, deren Vorbehandlung oben geschildert wurde, in den Meßapparaten geschah mit Hilfe des von Pfeffer zuerst angewandten Gipsverbandes. Ich kann deshalb die allgemeine Handhabung dieses Verfahrens als bekannt voraussetzen und skizziere hier nur die spezielle in meinen Versuchen angewandte Technik, wie sie sich nach Überwindung anfänglicher Mißerfolge im Laufe der Arbeit als brauchbar erwiesen hat.

Im Prinzip war die Anordnung und Orientierung der Versuchsobjekte in den Apparaten durch ihre einfache Gestalt von Natur gegeben. Es war nur nötig, sie zwischen der den Druck aufnehmenden Feder und dem als Widerlage dienenden freien Schenkel der Schraubklemme so zu fixieren, daß dieselben ihre gesamte entwickelte Energie der Feder mitteilten. Dazu wurden um den wachsenden Kern, der von seinen beiden gesprengten Schalenhälften umschlossen war, zwei Gipslager hergestellt, deren eins als Deckel den Druck auf die Feder übertrug, während das andere als Boden dem festen Schenkel auflag.

In der anfänglichen engen Anlehnung an die von Pfeffer bei seinen Messungen an Wurzeln geübte Methodik hinsichtlich des Gipspanzers und der Wasserversorgung verliefen jedoch die Versuche mit Samen und Früchten resultatlos. Die Versuchsobjekte gingen innerhalb kurzer Zeit durch Fäulnis zugrunde, ohne vorher nennenswerte Druckäußerungen hervorgebracht zu haben.

Die Annahme möglicher Giftwirkung durch den verwendeten Gips wurde durch das gute Gedeihen der gleichen Samen und Früchte in einem Keimbett mit reichlichen Mengen beigemischten Gipses an Kontrollversuchen widerlegt.

Es blieb daher nur übrig, in der Art des Eingipsens und der Wasserversorgung die Ursache des wiederholt ungünstigen Ausfalles der Versuche zu suchen. Vor allem legten es die in der Keimungsphysiologie gewonnenen Erfahrungen nahe, daß die Mißerfolge einem notwendig herrschenden ungenügenden Gaswechsel zuzuschreiben waren, der bei keimenden Samen und Früchten ungleich größer ist als bei anderen Pflanzenteilen, abgesehen davon, daß hier meist die Möglichkeit gegeben ist, gewisse Partien unter normalen Lebensbedingungen außerhalb des Gipsverbandes zu belassen oder daß bei grünen Pflanzenteilen mit der eigenen Assimilationstätigkeit vorteilhaft gerechnet werden kann. Besonders wird ein ungehinderter Gasaustausch noch insofern zu einer primären Lebensfrage für die vorliegenden Objekte, als möglicherweise unter den hier obwaltenden Bedingungen einer gesteigerten Arbeitsleistung zur Überwindung des Federdruckes auch eine Steigerung der Atmungsintensität parallel geht[1]).

Unter Erwägung dieser Umstände wurde nun bei weiteren Versuchen danach gestrebt, den Gipspanzer besonders in Hinblick auf eine günstige Gasregulation zu gestalten, also ihn nach Möglichkeit zu beschränken, ohne daß dadurch in mechanischer Hinsicht einer korrekten Druckmessung Nachteile erwüchsen.

Leicht gelang bei den hartschaligen Vertretern *(Corylus* und *Pinus)* eine Reduktion des Gipspanzers von den früher dicht umschließenden Hüllen zu zwei nur einen Teil jeder Schalenhälfte bedeckenden Gipssäulchen. Die natürlichen Bedeckungen stellen hierbei selbst eine genügende Armierung dar, die auch den seitlichen Druckäußerungen stand hält und die gesamte entwickelte

1) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung, S. 335.

Energie vermittels der Säulchen (*p*), die nur der Fixierung der Objekte dienen, auf die Meßfeder überträgt (Abb. 35*b*).

Das Ansetzen des Versuches gestaltet sich in einem konkreten Falle folgendermaßen. Die Schraubklemme wird in vertikaler Stellung am Stativ befestigt, so daß der Schenkel, der dem Versuchsobjekt als Widerlage dient, horizontal liegt. Auf diesem Schenkel wird möglichst lotrecht unter der Feder die Gußform für den Gipsbrei aufgestellt. Dieselbe besteht aus einem kleinen Hohlzylinder von ca. 6 mm Durchmesser und 5—10 mm Höhe, der aus Papier durch Umwickeln eines Glasstabes und darauf folgendes Verkleben hergestellt wird. Diese Form wird mit einem steifen Gipsbrei ausgefüllt, und das Versuchsobjekt so eingepreßt, daß die als Boden fungierende untere Schalenhälfte sich dem Gips vollkommen anschließt. Die aufgesägte Zone liegt also in horizontaler Ebene, so daß eine Ausdehnung des Kerns durch Wachstum nur in vertikaler Richtung gegen die Feder stattfinden kann, ein Ausweichen des Druckes nach den Seiten aber durch den Widerstand der umhüllenden Schalenhälften verhindert wird. Ein gleiches Gipssäulchen, wie es als Fixierung gegen den festen Schenkel benutzt wurde, wird jetzt der oberen Schalenhälfte aufgesetzt. Es vermittelt den Druck und die Bewegung auf die Meßfeder. Dabei ist besonders zu beachten, daß das Säulchen genau unter der Insertionsstelle der Ablesespitzen zu stehen kommt, damit nicht durch eine einseitige Kompression der Feder ein Ausbiegen der Spitzen aus der optischen Ebene des Mikroskops die Beobachtung ungenau macht oder gar in Frage stellt. Um dem Säulchen gegen das Tischchen der Feder und den Schenkel eine größere Standfestigkeit zu verleihen, wurde hier nachträglich ein breiterer Gipsguß hergestellt.

Nach Beendigung des Eingipsens pflegte ich den unteren Teil des Apparates bis an die Feder in eine Kristallisierschale mit Wasser zu versenken, um dem Gips das zu seiner Hydratisierung nötige Wasser, das sonst dem Versuchsobjekt entzogen würde, zu bieten und um die stattfindende Erwärmung, die allerdings für diese Objekte kaum zu schädlicher Höhe steigt, zu paralysieren. Nach ca. 10 Minuten können die weiteren Vorbereitungen zur Aufstellung des Versuches getroffen werden.

Verschieden von der eben geschilderten Technik bei hartschaligen Objekten gestaltet sich das Anlegen des Gipspanzers bei Samen mit weniger druckresistenter Schale, wie sie uns bei *Ricinus communis* begegnet. Da hier an eine weitgehende Reduktion des

Gipsverbandes aus mechanischen Gründen nicht zu denken war, so mußte wenigstens erstrebt werden, unter diesen Umständen einen ungehinderten Gaswechsel zu schaffen. Die endgültige technische Lösung veranschaulicht wieder am deutlichsten die Darstellung der einzelnen Phasen der Versuchsvorbereitung.

Die Gußform in Gestalt eines Papierringes von $2^1/_2-3$ cm Durchmesser und $^1/_2-1$ cm Höhe wird auf einer Glasplatte aufgestellt und mit einem hinreichend dicken Gipsbrei bis zum Rande angefüllt. Hierauf wird der Same in horizontaler Lage bis zu der aufgesägten Zone in den Gips gedrückt, so daß die untere Deckelhälfte vollkommen eingebettet ist. Von jetzt ab sorge ich wieder für eine reichliche Wasserzufuhr zur Hydratisierung des Gipses. Nachdem dieser erste Guß hinreichend erhärtet ist, umkleidete ich die Oberfläche mit vorher in Wasser gut geweichtem, dünnem Seidenpapier, welches ich durch Andrücken und Falten dem herausragenden Teil des Samens und der Gipshülle vollkommen anlegte. Diese Papierlage soll ein Haftenbleiben des nun aufzugießenden Deckelstückes am ersten Gipsguß verhindern und ein leichtes Ablösen ermöglichen. Zur Herstellung des Deckels wird eine der ersten gleiche Papierform auf das bisher zubereitete Werkstück aufgesetzt und wiederum bis an den oberen Rand mit Gipsbrei gefüllt, worauf das ganze System in Wasser kommt, wo es nach einiger Zeit die geeignete Härte für eine weitere Bearbeitung erhält. Innerhalb kurzer Zeit gewinnt der Gips eine Konsistenz, in der er sich mit dem Messer schneiden läßt, ohne zu bröckeln oder auch zu spröde zu sein. Ohne Schwierigkeit gelingt nunmehr auch die Trennung der beiden Gußteile, nachdem vorher durch zwei Einschnitte die gegenseitige Lage von Boden und Deckel zueinander markiert wurde. In dem Bestreben, eine vorteilhafte Gaszirkulation herzustellen, versah ich den Gipsdeckel auf der Seite, die dem Samen anliegt, mit Quer- und Längsrinnen (*e*, Abb. 35*a*, S. 72), die an dem umwallenden Gipsrand in tiefe, schmale Kerbe ausmünden. Außerdem wurde dieser ca. 5 mm breite Rand bis auf wenige Millimeter beschnitten, so daß der Deckel nunmehr konische Gestalt besitzt, indem seine Basis, die der Feder anzuliegen kommt, breiter ist als die Umkleidung des Samenschalenrandes. Der Gipsboden, in dem der Same gewöhnlich fest bleibt, wurde in gleicher Weise konisch zugeschnitten und ebenfalls am Rande mit Einkerbungen, die denen im Deckel entsprachen, versehen. Dadurch ist erreicht, daß die Luft ungehemmt den Samen bestreichen kann, ohne daß

der mechanische Widerstand des Gipspanzers nachteilig geschwächt wäre; denn es ist in keinem Falle zu einer Sprengung des Panzers durch den Seitendruck des wachsenden Endosperms gekommen (Abb. 35*a*).

Nach diesen Manipulationen wurden Deckel- und Bodenstück mit dem dazwischen befindlichen Samen wieder aufeinander gepaßt und durch Gipsbrei in der Schraubklemme auf die oben geschilderte Weise fixiert.

Um das zur Keimung nötige Wasser zu beschaffen, benutzte ich anfangs die in Pfeffers Versuchen bewährte Methode, nach der dasselbe durch Fließpapier, das dem Gipspanzer angelegt war, aus benachbarten Gefäßen angesaugt wurde. Dieser Weg stellte sich jedoch für die verwandten Versuchsobjekte als nachteilig heraus, so daß ihm nicht zum wenigsten das Mißlingen der ersten Versuche zuzuschreiben ist. Bei der Unmöglichkeit einer Wasserregulation befand sich der drucklieferndе Same stets in Wasserüberschuß und damit Hand in Hand ging der Mangel zureichender Gasventilation durch die umhüllenden, mit Flüssigkeit vollgesaugten Fließpapierstreifen. Außerdem brachte diese Anordnung noch den Übelstand mit sich, daß in dem Dampfraum, der um das eingeschlossene Objekt entstand, Fäulniserreger günstige Entwicklungsbedingungen fanden und den wenig geschützten, zarten Samen in kurzer Zeit schädigten.

Nach einigem Suchen erwiesen sich die üblichen Keimungsmedien: Sägemehl und für andere Fälle Erde zur Schaffung geeigneter Keimungsbedingungen als einzig brauchbar. Nicht zu fette Gartenerde wurde in einer Mischung mit gleichen Teilen groben Sandes angewandt, dessen Beimischung ich für vorteilhaft hielt, um ein Zusammenballen zu vermeiden und eine leichtere Durchlüftung zu ermöglichen. Für *Corylus avellana* bildete solche Erde das günstigste Keimbett, während die Versuche mit *Pinus Pinea* und *Ricinus communis* allein in lockeren Sägespänen gelangen. Die Anwendung eines solchen Keimbettes verwirklicht durchaus die natürlichen Verhältnisse und so ist mit dem Problem der Wasserversorgung zugleich das der Luftversorgung in günstigster Weise gelöst.

Für die Versuche wurden Sägespäne und Erde in gut angefeuchtetem Zustande, so daß sie beim Begießen leicht Wasser annehmen, in Töpfe gebracht. Diese wiederum wurden in einem Stativring der am Stativ befestigten Schraubklemme mit dem bereits

eingegipsten Versuchsobjekt soweit genähert, daß der gesamte untere Apparatteil bis zur Meßfeder schließlich in das betreffende Keimungsmedium eingebettet war. Zur Aufnahme überschüssigen Wassers diente ein darunter befindlicher Untersetzer, der von einem zweiten Stativring getragen wurde.

Die Druckapparate und die dazu gehörigen Horizontalmikroskope erhielten nunmehr ihre endgültige Aufstellung auf zitterfreien Holzböcken unter einer mittleren Temperatur von 25° C im Wärmezimmer des Instituts.

Nach dem Ansetzen des Versuches überließ ich meist die Apparate einige Zeit sich selbst, um eine Anpassung der Versuchsobjekte an die neuen Verhältnisse zu ermöglichen.

Mit der Erwägung, daß hier nur beabsichtigt ist, die von wachsenden Sameninhalten entwickelten maximalen Enddrucke festzustellen, die in der Natur die Sprengung der Samen- oder Fruchtschalen herbeiführen, wurde nach einigen orientierenden Vorversuchen über die Höhe der entstehenden Drucke durch Anschrauben der Schraubenspindel eine dem Enddruck nahekommende Gegenwirkung in der Kompression der Feder sofort zu Beginn jeden Experimentes geschaffen. Damit wurde erreicht, daß die Aquilibrierung des von der Pflanze entwickelten Druckes wesentlich schneller eintritt und vor allem ein nur geringes Auseinanderweichen der Gipslager stattfindet, was in zweifacher Hinsicht nicht nur wünschenswert, sondern unbedingtes Erfordernis für den Versuch sein kann.

1. Die in Frage kommenden Versuchsobjekte, wachsende Kotyledonen sowohl als auch wachsende Endosperme, weisen ein nur kurze Zeit andauerndes und meist auch beschränktes Wachstum auf. Wird daher nicht in dieser Zeit ein genügender Gegendruck, welcher der maximalen Energieäußerung annähernd gleich ist, geboten, so kann bei einem fortgesetzten Nachgeben der Feder schließlich das Wachstum sein Ende erreichen oder ein Aufsaugen des Nährgewebes durch den Embryo einsetzen, ehe die definitive Druckhöhe erreicht war. Die Gewinnung exakter Resultate ist aber damit ausgeschlossen.
2. Außerdem ist die Beschränkung der Spaltbreite auf ein Minimum überall da notwendig, wo das eingebettete Versuchsobjekt durch starkes plastisches Wachstum ausgezeichnet ist *(Ricinus* und *Pinus)*, eine Spaltbildung also

eine unmittelbare, krausenartige Verbreiterung des Endosperms in den Spalt hinein zur Folge haben würde. Damit wäre wieder eine einwandfreie Druckbestimmung ausgeschlossen, da es bei jedem möglichen Ausweichen nicht zur Erreichung des Maximaldruckes kommt und andererseits ein Fehler aus einer etwaigen Keilwirkung des hervordringenden Wulstes entspringen kann.

Das Anschrauben des Druckes erfolgte entweder am Tage der Aufstellung des Apparates oder erst am nächstfolgenden Tage. Darauf wurde der Spitzenabstand täglich abgelesen. Stillstand der Spitzen, also der Zeitpunkt, wo sich Federdruck und Wachstumsdruck äquivalent waren, trat innerhalb 3—10 Tagen ein. Um Gewißheit zu haben, daß die angezeigte Außenleistung tatsächlich die maximale repräsentiert, wurde der Versuch gewöhnlich zu ein oder zwei weiteren Ablesungen an den folgenden Tagen belassen und erst dann, wenn die Spitzenentfernung konstant blieb, abgebrochen.

Das geschah in der Weise, daß zunächst durch Hochschrauben der Spindel das Tischchen mit der Feder gehoben wurde, um letztere in ihre Ruhelage zu bringen, damit, wie das schon vor dem Versuch geschehen war, der Spitzenabstand noch einmal nachkontrolliert werden kann.

Darauf wurde der Kern dem Gipslager entnommen, auf seinen Zustand untersucht und die erforderlichen Maßbestimmungen vorgenommen. Da für die Druckentwicklung nur die größte Querschnittsfläche, die in den vorliegenden Fällen mit hinreichender Genauigkeit als Ellipsenfläche angenommen werden kann, in Betracht kommt, so wurden für eine Berechnung des Flächeninhalts die beiden größten Durchmesser (2a und 2b der Ellipse) mittels Schubleere bestimmt. Bei eingetretener Krausenbildung durch Auswachsen der Versuchsobjekte in den zwischen den Gipslagern klaffenden Spalt wurde dieselbe natürlich bei Feststellung des Querschnittes mit in Anschlag gebracht.

Zu einer exakten Angabe des erreichten maximalen Druckes war es schließlich noch nötig, das Gewicht des oberen Gipsdeckels und der oberen Schalenhälfte, zu deren beider Hebung ein ihrer Masse entsprechender Teil der Wachstumskraft aufgewandt wurde, zu ermitteln, eine Größe, die dem abgelesenen Enddruck zugezählt werden muß. Obgleich dieser Wert wegen der Kleinheit des Gipspanzers gering ist, und weit unter das Bereich der möglichen

Ablesungsfehler fällt, habe ich ihn der Vollständigkeit der Angaben halber stets berücksichtigt.

Diskussion der Ergebnisse der Druckmessungsversuche.

Die Ergebnisse der ausgeführten Druckversuche sind in den Tabellen I—III zusammengestellt und zwar enthält Tab. I die Werte für *Corylus avellana*, Tab. II für *Ricinus communis* und Tab. III für *Pinus Pinea*. Die in den senkrechten Kolumnen (1—8) eingetragenen Angaben bedeuten: 1. das Ansatzdatum, 2. die Versuchsdauer, 3. und 4. der größte und kleinste Durchmesser (2a und 2b) der drückenden Fläche des Kerns (in mm) zur Berechnung des in Kol. 5 aufgeführten Querschnitts (in cm^2), 6. der gemessene absolute Enddruck in g, der in Kol. 7 auf die Flächeneinheit (1 mm^2) bezogen und in Kol. 8 in Atm. als Druckeinheit ausgedrückt ist.

Tabelle I.

Corylus avellana.

Lfde. Nr.	1. Ansatzdatum	2. Versuchsdauer in Tagen	3. Größter Durchmesser in mm 2a	4. Kleinster Durchmesser in mm 2b	5. Querschnittsfläche in cm^2	6. Gesamtdruck in g	7. Druck pro mm^2 in g	8. Druck in Atm.
1.	23. Mai	6	15,0	13,2	1,6	4262,87	26,64	2,579
2.	30. Mai	16	15,6	14,8	1,8	5743,89	31,91	3,089
3.	31. Mai	8	15,4	12,9	1,6	4070,79	25,44	2,463
4.	8. Juni	6	13,4	11,4	1,2	5173,08	43,11	4,173
5.	17. Juni	7	12,5	11,0	1,1	5881,75	53,47	5,176
6.	24. Juni	9	13,2	11,2	1,2	5282,2	44,02	4,261
7.	5. Juli	7	13,0	12,5	1,3	4477,88	34,45	3,335
8.	12. Juli	6	18,6	12,3	1,5	4699,32	31,33	3,033
9.	19. Juli	6	16,4	13,7	1,7	4801,44	28,24	2,734
10.	22. Juli	4	13,4	13,0	1,4	5281,42	37,72	3,652
11.	26. Juli a	7	14,0	13,6	1,5	4389,83	29,27	2,833
12.	26. Juli b	4	14,2	14,0	1,6	4391,24	27,45	2,657
13.	1. Aug.	3	12,8	12,2	1,2	4058,38	33,82	3,274
14.	2. Aug.	4	13,5	12,2	1,3	4047,82	31,14	3,014
1—14	(Mittelwerte)					**4754,42**	**34,14**	**3,305**

Tabelle II.

Ricinus communis.

Lfde. Nr.	1. Ansatzdatum	2. Versuchsdauer in Tagen	3. Größter Durchmesser in mm 2a	4. Kleinster Durchmesser in mm 2b	5. Querschnittsfläche in cm^2	6. Gesamtdruck in g	7. Druck pro mm^2 in g	8. Druck in Atm.
1.	28. Okt.	7	16,8	12,0	1,6	4181,66	26,14	2,53
2.	11. Nov.	6	15,2	11,7	1,4	4560,12	32,57	3,153
3.	13. Nov. a	8	16,0	12,2	1,5	4363,5	29,09	2,816
4.	13. Nov. b	8	16,4	11,9	1,5	4820,16	32,13	3,111
5.	18. Nov.	8	16,4	11,7	1,5	4836,72	32,24	3,122
6.	18. Febr. a	7	15,4	10,4	1,3	4391,83	33,78	3,27
7.	18. Febr. b	7	14,6	10,5	1,2	4619,48	38,5	3,727
1—7	(Mittelwerte)					**4539,07**	**32,06**	**3,104**

Tabelle III.

Pinus Pinea.

Lfde. Nr.	1. Ansatzdatum	2. Versuchsdauer in Tagen	3. Größter Durchmesser in mm 2a	4. Kleinster Durchmesser in mm 2b	5. Querschnittsfläche in cm^2	6. Gesamtdruck in g	7. Druck pro mm^2 in g	8. Druck in Atm.
1.	18. Jan.	4	16,9	7,8	1,03	2945,45	28,6	2,768
2.	20. Jan. a	13	18,0	8,0	1,1	5057,96	45,98	4,451
3.	20. Jan. b	6	16,2	8,3	1,04	2816,48	27,08	2,622
4.	6. Febr. a	9	17,2	8,5	1,1	5614,56	51,04	4,941
5.	6. Febr. b	14	17,3	8,4	1,1	4100,37	37,28	3,609
1—5	(Mittelwerte)					**4106,96**	**38,0**	**3,678**

Bei der prinzipiellen Übereinstimmung der wachsenden Kotyledonen und wachsenden Endosperme in der Ursache und Mechanik der Druckentwicklung seien die in den drei Versuchsreihen (Tab. I bis III) mit *Corylus* als Vertreter der ersten Kategorie und *Ricinus* und *Pinus* als Vertreter der zweiten gewonnenen Resultate gemeinsam besprochen.

Die Versuchsdauer war je nach der Aktivität der Objekte und der Höhe des angeschraubten Gegendruckes verschieden und schwankte zwischen 3 und 14 Tagen. Die gefundenen absoluten Enddrucke betragen im Mittel für *Corylus* 4754,42 g, für *Ricinus* 4539,07 g und für *Pinus* 4106,96 g. Um eine Vergleichung dieser Werte und eine exakte Vorstellung der Druckleistung zu ermöglichen, geschah stets eine Umrechnung auf die Druckeinheit. Danach entspricht die Leistung der wachsenden Kotyledonen von *Corylus* 3,305 Atm., die der wachsenden Endosperme von *Ricinus* und *Pinus* 3,104 bezw. 3,678 Atm. Den absolut hohen Enddrucken, welche die Messungen zeitigten, entspricht also eine auffallend geringe relative Energieentwicklung. Stehen doch die hier beobachteten Werte weit hinter den durch Pfeffer[1]) an Keimwurzeln und Keimstengeln sowie krümmenden Grasknoten festgestellten zurück. Nach ihm beträgt die Druckentwicklung wachsender Keimwurzeln in der Längsrichtung 7—12 und in der Querrichtung $4^1/_2$—$6^1/_2$ Atm. Keimstengel wiesen eine Leistung von $5^1/_2$—$7^1/_2$ Atm. auf, die in der Längs- und Querrichtung gleich ist, und bei Grasknoten betrug die Intensität der geotropischen Krümmung sogar 15—16 Atm.

Wie in den eingangs geführten allgemeinen Erörterungen über Druckentwicklung durch wachsende Pflanzen bereits dargelegt wurde, liegt die Entstehung einer Außenleistung in der osmotischen Energie der Zelle begründet. Unter idealen Verhältnissen würde der osmotische Wert zugleich das Maß für die erstere darstellen. Mit der Ermittelung desselben bei den vorliegenden Geweben käme man deshalb der Lösung der Frage nach der Ursache der niedrigen Druckleistungen schnell näher. Leider gelang aber eine solche Bestimmung trotz zahlreicher Versuche nicht. An Schnitten war es wegen der gehäuften Inhaltsbestandteile der Zellen, selbst an teilweise ausgesaugten Endospermen ausgeschlossen, den Gang der plasmolytischen Vorgänge verfolgen zu können. Andere Methoden (Methode der Gefrierpunktserniedrigung u. a.) wurden nicht versucht wegen der Schwierigkeiten, die sich der Gewinnung auch nur geringer Mengen klaren Preßsaftes aus dem zu untersuchenden Gewebe entgegenstellten.

Eine Erklärung der niedrigen relativen Energieentfaltung auf experimenteller Grundlage wurde also nicht erreicht, weshalb ich mich im folgenden auf die Diskussion zweier zu einer Deutung der Erscheinung in Betracht kommender Möglichkeiten beschränke.

1) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung, S. 420.

Die erste gründet sich auf die Vermutung, daß in wachsenden Kotyledonen und Endospermen neben vollständig passiven Inhaltsbestandteilen solche von nur geringer osmotischer Aktivität vorhanden sind oder die osmotisch wirksamen Substanzen in nur schwacher Konzentration auftreten, so daß zu größeren Außenleistungen von vornherein jede Disposition fehlt. Als osmotisch aktive Stoffe würden vorhandene Salze und der durch Umwandlung von Reservematerial gebildete Zucker und andere Kristalloide in Frage kommen. Allein die Kenntnis dieser Substanzen und ihres quantitativen Auftretens würde dann einen Einblick in die osmotische Leistungsfähigkeit des Systems vermitteln.

Eine zweite mögliche Ursache der geringen relativen Druckwerte sehe ich in dem Vorhandensein der schon erwähnten passiven Gewebe. Ihr Vorhandensein bedingt bei gleichem Querschnitt eine weitaus niedrigere relative Kraftleistung, als wenn ein ideales osmotisches System vorläge. Für den vorliegenden Fall wäre demnach eine Ermittelung der wirklichen osmotischen Leistung nur möglich, wenn es gelänge, die eigentliche wirksame Querschnittsfläche festzustellen, die sich aus dem Gesamtquerschnitt unter Abzug aller passiven Gewebe ergibt, wobei allerdings auch berücksichtigt werden müßte, wie weit die osmotische Energie durch Entspannung der Zellhaut gegen die Widerlage gelenkt wird, was natürlich aus der Außenleistung nicht hervorgeht. Nach dieser eben dargestellten Überlegung wird es bei dem reichlichen Vorhandensein passiver Elemente auch wahrscheinlich, daß in Wirklichkeit die hier waltenden osmotischen Kräfte höher zu bewerten sind, als es die auf die Flächen- oder Druckeinheit reduzierten Leistungen anzuzeigen scheinen.

Da der wesentliche Zweck der Experimente dieses Kapitels allein in der Ermittelung der von wachsenden Samen- und Fruchtinhalten hervorgebrachten Außenleistungen bestand, die gegen die Schalenwiderstände mobilisiert werden, so sei nochmals auf die übersichtliche Zusammenstellung der Ergebnisse in den Tabellen I bis III verwiesen. Wieweit die festgestellten Maximalwerte ausreichend sind, eine Sprengung der zugehörigen Schalenverbände zu realisieren, zeigt das folgende Kapitel.

Den Verlauf der Druckexperimente veranschaulichen die Tabellen 1—6 des Anhangs (S. 111—114), die als Beispiele zur Illustration der Methode alle erforderlichen Notierungen enthalten.

Jeder Tabelle vorausgeschickt sind die Angaben über Federstärke, den Abstand der Nadelspitzen bei unbelasteter Feder (Ruhelage), den größten und kleinsten Durchmesser (2a u. 2b) des Versuchsobjektes, den Inhalt der wirksamen Fläche (in cm^2), das Gewicht des Gipsdeckels + obere Schalenhälfte, den Enddruck (abgelesener Federdruck + Gewicht des Gipsdeckels + obere Schalenhälfte) in Gramm, die Druckintensität in Atm. und den Druck pro mm^2-Fläche (erhalten durch Division der aktiven Fläche in den Gesamtdruck).

Die senkrechten Kolumnen der Tabellen selbst enthalten: 1. die Ablesungszeiten, 2. die täglichen Ablesungen der Spitzenabstände, 3. die tägliche Differenz, die positiv oder negativ sein kann, je nachdem eine Druckzunahme oder -abnahme zu verzeichnen ist, 4. die dazugehörige positive oder negative absolute Druckänderung und 5. die zur Zeit der Ablesung vorgefundene absolute Druckleistung.

Die erste Horizontalreihe der Aufstellungen enthält die Ablesung bei unbelasteter Feder, gibt also den Spitzenabstand vor Ansetzen des Versuches an. Eine gleiche Ablesung bei unbelasteter Feder, die stets dasselbe Resultat lieferte, wurde zur Kontrolle nach Abbruch des Versuches wiederholt, um einer Veränderung des normalen Spitzenabstandes während des Verlaufes oder einer etwaigen Störung in der Elastizität der Feder auf die Spur zu kommen. Die zweite Horizontalreihe enthält die Ablesung nach Verlauf eines Tages, an welchem bereits eine mehr oder weniger große Kompression der Feder zu verzeichnen ist. Dieselbe ist jedoch nicht das Produkt einer aktiven Druckleistung durch Wachstum allein, sondern enthält zugleich die Arbeitsleistung, die durch die Volumenzunahme des erstarrenden Gipses entsteht, ein Vorgang, der erst nach ca. 12 Stunden zur Ruhe kommt[1]), und einen gewissen Anfangsdruck, der durch Kompression der Feder beim Nähern des Tischchens an den Gipsdeckel herbeigeführt wird. Nach dieser Ablesung am 2. Tage nahm ich gewöhnlich ein Anschrauben des Druckes auf einen dem maximalen annähernd gleichkommenden Anfangswert vor. Dadurch wurde mit schnellerem Erreichen des Maximums der aktiven Druckentwicklung die Versuchsdauer abgekürzt und vor allem einer zu großen Ausbiegung der Feder bei weiterer Druckzunahme vorgebeugt, was eine schädliche Spaltbildung

1) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung, S. 286 (54).

zwischen den Gipslagern verhinderte. Um dem eingebetteten Versuchsobjekt eine gewisse Zeit zur Anpassung an die neuen Bedingungen zu gestatten, wurde dieses Anschrauben nicht sofort beim Ansetzen des Versuches, sondern erst am 2. Tage vorgenommen. Das Ergebnis dieses Eingriffes ist in der dritten Horizontalreihe eingetragen. Für den weiteren Verlauf wurde jeder Druckversuch bis zur Erreichung des Maximums sich selbst überlassen.

Wenn im allgemeinen die Versuchsreihen bis zu diesen Ablesungen das gleiche Bild zeigen, so äußert sich nach der Erhöhung des Druckes durch Anschrauben ein verschiedenes Verhalten der Versuchsobjekte. In der Regel tritt, wie das die Tabellen 2, 4 und 6 deutlich erkennen lassen, nach dem Anschrauben ein Fallen des Druckes ein, welches sich über längere oder kürzere Zeit erstrecken kann (1 Tag in Tab. 2 u. 6; 5 Tage in Tab. 4). Der Grund für die Erscheinung ist darin zu suchen, daß auf die plötzliche Herstellung des hohen Gegendruckes die Zellen des Gewebeverbandes nicht sofort reaktionsfähig sind. Erst mit einsetzender Entspannung der Zellhaut wird die osmotische Energie gegen den Federdruck aktiviert. Die Dauer des Fallens hängt dabei von dem jeweiligen Zustand des Versuchsobjektes und von äußeren Wachstumsbedingungen ab. Wieweit die Disposition des ersteren an innere Umsetzungsprozesse gebunden ist oder besondere Eigenschaften voraussetzt, mit deren Erlangung erst das Wachstum beginnt, entzieht sich einer exakten Prüfung. Auffallend ist die Tatsache, daß äußerlich gleiche Versuchsobjekte, die sich in demselben Keimungsstadium befanden, hinsichtlich ihrer Aktivität in den Druckexperimenten sich sehr verschieden verhalten. So zeigen z. B. die in den Tabellen 1, 3 und 5 ausgewählten Versuche nach dem Anschrauben am nächsten Ablesungstage keinerlei Fallen des Druckes. Wenn auch vielleicht vorübergehend eine Depression eingetreten war, so setzte doch die Reaktion gegen das Hindernis so energisch ein, daß schon am nächsten Tage eine Druckzunahme zu registrieren war.

In dem Verlauf der täglichen Druckänderung läßt sich eine bestimmte Gesetzmäßigkeit nicht feststellen. Vielmehr ist dieselbe bis zum Ende des Versuches wechselnd. Ein gewichtiger Einfluß kommt hier sicher, da die sonstigen Außenbedingungen konstant gehalten werden konnten, Schwankungen in der Gasregulation zu. Bekanntlich ändert sich die Wegbarkeit des Bodens für Gase mit dem Feuchtigkeitsgehalte: ein feuchter Boden ist weniger gas-

durchlässig als ein trockner. Mit dem notwendigen Begießen und der damit jedesmal verbundenen Hemmung der Gaszirkulation wird auch eine transitorische Wachstumsstörung und eine geringere Druckzunahme verbunden sein, wenngleich Druckentwicklung und Wachstumsgeschwindigkeit nicht etwa in proportionalem Verhältnis stehen [1]).

Das von Pfeffer [2]) an Keimwurzeln beobachtete rasche Ansteigen des Druckes im Anfang der Versuche, das sich allmählich verlangsamt, um schließlich auszuklingen, wenn die Energieäußerung ihr Maximum erreicht hatte, konnte in vorliegenden Versuchen nicht wahrgenommen werden. Die tägliche Druckänderung fand mit Beginn des aktiven Druckanstiegs in größeren oder kleineren, wechselnden Beträgen statt, bis vollkommene Ruhe der Nadelspitzen unvermittelt die Erreichung des endlichen Höchstwertes anzeigte (Tab. 1—6). Dieses abweichende Verhalten von anderen drucklieferndeu Pflanzenorganen erklärt sich offenbar aus der Natur der Versuchsobjekte, die in ihrer Eigenschaft als Reservestoffbehälter während des Keimprozesses mannigfachen inneren Wandlungen ihrer Baubestandteile unterliegen. Dazu kommt selbstverständlich ein Aufsaugen der Kotyledonen und der Endosperme durch den Embryo. Wann dieser Prozeß einsetzt und wieweit er eine Druckentwicklung in den ersten Stadien bereits beeinflußt, muß unbestimmt bleiben.

Die Rolle der Achsenteile des Embryos, der Wurzel oder des Epikotyls bei der Gesamtdruckentwicklung scheint allein wegen der geringen Querschnittsfläche unbedeutend zu sein, wie aus Fällen hervorgeht, wo es der Wurzel oder dem Epikotyl gelang, sich durch den Gipsspalt zu befreien. Eine nachweisbare Beeinflussung der Energieäußerung auf die Meßfedern konnte nicht konstatiert werden.

4. Kapitel.

Die Festigkeitsverhältnisse von Samen- und Fruchtschalen.

Nachdem mit den vorhergehenden Untersuchungen ein Einblick in die durch wachsende Samen- und Fruchtinhalte hervorgebrachten Außenleistungen gelungen ist, dienten weitere Experimente der Feststellung der Widerstände, die Samen- und Fruchthüllen diesen Sprengkräften entgegenstellen. Dabei ist in Anbetracht der Aufgaben der festen Bedeckungen von vornherein klar, daß zur Er-

1) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung, S. 287 (55).

2) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung, Tab. I—XXI, S. 441—59 (209—27).

reichung einer Sprengung durch einen Innendruck ein weit geringerer Kraftaufwand erforderlich ist, als durch eine von außen an die Schalenflächen angreifende Kraft. Denn in erster Linie haben wir in den Frucht- und Samenhüllen der hartschaligen Vertreter Schutzeinrichtungen gegen mechanische Verletzungen von außen, gegen Pressungen im Boden oder gegen Tierfraß zu erblicken. Nach Tschirch[1]) stellen die sklerifizierten Gehäuse nach Bau und Anordnung der Sklereiden ausgeprägte Konstruktionen auf radialen Druck vor.

Um aber neben einer großen Resistenz gegen Außendrucke eine relativ leichtere Sprengbarkeit durch die Druckleistungen der wachsenden Inhalte zu schaffen, sind bei Samen und Früchten die schon oben in ihrem Bau und Verlauf näher charakterisierten Dehiszenzlinien ausgebildet, die durch die Unterbrechung der Kontinuität des festen Sklereidenverbandes einem Auseinanderweichen der Schalenteile geringeren Widerstand entgegensetzen, ohne eine Verringerung der Festigkeit gegen Außendrucke im Gefolge zu haben.

Daß in der Tat der Widerstand der Schalen gegen Innendrucke bei den untersuchten hartschaligen Vertretern *(Corylus avellana* und *Pinus Pinea)* nicht bedeutend sein kann, lassen schon die Ergebnisse der Druckmessungsversuche des vorigen Kapitels erkennen.

Dazu machten es die Verhältnisse, denen Samen und Früchte in der Natur ausgesetzt sind, wahrscheinlich, daß durch den Einfluß mannigfacher Faktoren die ursprüngliche Festigkeit des Schalenverbandes weitgehend herabgesetzt wird.

Unter Berücksichtigung dieser letzteren Möglichkeit unterzog ich nun in erster Linie die Bedeckungen der hartschaligen Vertreter *(Corylus* und *Pinus)*, die den verschiedensten Bedingungen ausgesetzt waren, einer Prüfung und schloß daran einige Messungen bei anderen Objekten an.

Die Lösung der Aufgabe wurde auf rein mechanischem Wege durchgeführt, indem durch bekannte Kräfte eine Zerreißung des Schalenverbandes eingeleitet wurde. Für die experimentelle Behandlung der Frage lag es anfangs nahe, intakte Samen- und Fruchtgehäuse zu verwenden und dieselben durch einen künstlich

---

1) Tschirch, Beitrag zur Kenntnis des mechanischen Gewebesystems bei Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XVI, 1885, S. 312.

eingeführten meßbaren Innendruck — etwa durch Einpressen von Wasser oder Luft — zur Sprengung zu bringen. Da jedoch der eingeschlagene Weg mit erheblichen technischen Schwierigkeiten verbunden war, so wurde diese Methode verlassen, um einer einfacheren und relativ schneller zum Ziele führenden Platz zu machen. Danach kamen nunmehr nur einzelne Teilstücke in Gestalt von Ringen, die aus bestimmten Zonen des Schalenganzen ausgeschnitten wurden, zur Verwendung. Dieses Vorgehen wird dadurch gerechtfertigt, daß es jederzeit möglich ist, die an solchen Ringstücken ermittelte Zerreißfestigkeit auf die Gesamthaftfläche der Schalenhälften, d. i. die Berührungsfläche der letzteren in der Dehiszenzlinie, zu übertragen, wodurch sich ein Bild von dem Gesamtwiderstande ergibt. Dabei wird allerdings die in Wirklichkeit nicht zutreffende Annahme gemacht, daß die Trennungslinie im Gesamtverlauf gleiche Ausbildung und Festigkeit wie in dem gemessenen Ringstück hat. Die daraus entspringende Fehlerquelle suchte ich einigermaßen dadurch zu beseitigen, daß zu den Versuchen vornehmlich Ringstücke aus der mittleren Region der Frucht- oder Samenschalen benutzt wurden, so daß bei dem oben geschilderten Verlauf der Dehiszenzlinien dieselben in den angewandten Ringen in annähernd mittlerer Festigkeit enthalten sind.

Die Berechnung der für die gesamte Hülle erforderlichen Sprengkraft aus der Zerreißkraft eines Teilringes geschah folgendermaßen. Da die Haftfläche des letzteren durch Messung der Breite des Ringes (b) und der Dicke der Schalenwandung (d) als $f = 2\,b \cdot d$ festgestellt werden kann und die zugehörige Zerreißkraft bekannt ist, so läßt sich dieser Wert ohne Schwierigkeit auf die Gesamthaftfläche umrechnen, wenn die mittleren inneren ($2\,a_i$ u. $2\,b_i$) und äußeren ($2\,a_a$ u. $2\,b_a$) Durchmesser der gesamten Frucht- oder Samenschale in der Ebene der Dehiszenzlinie gegeben sind. Die Gesamthaftfläche, die sich als ein elliptischer Ring von der Dicke der Schalenwand darstellt, berechnet sich danach aus der Inhaltsformel der Ellipse als $F = \pi\,(a_a \cdot b_a - a_i \cdot b_i)$.

Für die praktische Durchführung der Versuche wurden die mit einer Laubsäge ausgeschnittenen Querringe von ca. 5 mm Breite aus der Mittelregion der Samen- oder Fruchtschalen an den „nahtlosen“ Ringflächen, d. h. den Schalenteilen, die nicht von einer Dehiszenzlinie durchzogen sind, mit zwei gegenüberliegenden Bindfadenschlingen versehen, an deren einer die Aufhängung an einem Stativ und der anderen die Befestigung der die Zerreißung be-

wirkenden Gewichte erfolgte. Die so applizierte Zugkraft wirkte also wie eine von innen angreifende Sprengkraft auf die durch die beiden horizontal verlaufenden Dehiszenzlinien getrennten Schalenhälften. In Fällen, in denen eine größere Belastung nötig war und die Dicke der zu prüfenden Schale im Verhältnis zu dem Ringdurchmesser nur gering war, mußte eine breitere Angriffsfläche für die Last an den Schalenwandungen geboten werden, als die Bindfadenschlingen es zuließen, die den Druck nur lokal auf einen kleinen Bezirk übertrugen und deshalb hier ein Durchbrechen bewirkten.

Zur Schaffung einer geeigneten Auflage bewährte sich Siegellack, dem durch Beifügen geringer Mengen Terpentinöls seine Sprödigkeit genommen war. Jeder Ring erhielt vor der Versuchsanstellung an den „nahtlosen" Innenflanken zwei gegenüberliegende Siegellacklager, denen, solange die erwärmte Masse noch weich war, Eisenblechstreifchen, die die Ringbreite übertrafen, eingedrückt wurden. Nach dem Erstarren der Lager befestigte ich an den überragenden Blechenden Bindfadenschlingen und schritt nach nunmehriger Aufhängung zu den Belastungsproben. Die Belastung wurde je nach der Festigkeit der Objekte einer Versuchsreihe von 500 zu 500 g bezw. 50 zu 50 g gesteigert. Mit Überschreitung der Festigkeitsgrenze fand die Zerreißung bis auf wenige Ausnahmen in den vorgebildeten Sprenglinien statt. An der Trennungsfläche wurde nach dem Versuch mittels Schubleere die mittlere Dicke und Breite der Schalenstücke gemessen, um die Haftfläche zu bestimmen.

Um möglichst zuverlässige Werte für die Zerreißungsfestigkeit zu erhalten, stellte ich Versuchsreihen an, in denen 5 – 20 Schalenringe, die den gleichen Bedingungen ausgesetzt gewesen waren, untersucht wurden. Dadurch gelang es, durch Ausgleichung stets existierender individueller Unterschiede eine größere Genauigkeit zu erreichen. Trotzdem bleiben die Resultate solcher Festigkeitsbestimmungen nur Annäherungswerte, indem sich auch hier die von anderen Beobachtern[1]) an anderen Objekten wiederholt gefundene Tatsache bestätigte, daß geringere Zerreißkräfte nach längerer Zeit den gleichen Effekt hervorzubringen vermögen, als größere nach kürzerer Einwirkungsdauer.

1) Hartmann, Beiträge zur Kenntnis der Festigkeitsverhältnisse bei Pflanzensprossen. Dissertation, Leipzig 1913, S. 14. — Sonntag, Landwirtschaftl. Jahrb., 1892, Bd. 21, S. 845. — Ball, Jahrb. f. wiss. Bot., 1904, Bd. XXXIX, S. 308.

Für das Zustandekommen der Sprengung von Samen- und Fruchtschalen bei der Keimung durch den wachsenden Inhalt ist diese Erscheinung natürlich von größter Bedeutung. Da hier die Sprengkraft allmählich ansteigt und schließlich, an ihrem Maximum angelangt, dauernd auf das Hindernis wirkt, so ist auch bei größerer Festigkeit die Möglichkeit einer endlichen Lösung des Schalenverbandes gegeben.

Im folgenden seien zunächst die Versuche an *Corylus avellana* mitgeteilt. Zur Untersuchung kamen Querringe von ca. 5—10 mm Breite aus der Mittelzone der Fruchtschale. Für ein gutes Gelingen machten sich hier in den meisten Fällen die oben erwähnten Siegellacklager erforderlich.

Die erste Versuchsreihe hatte das Ziel, die Zerreißfestigkeit der normalen, trockenen Fruchtschale festzustellen. Aus 20 Einzelversuchen ergab sich, daß bei einer mittleren Dicke der Fruchtschale von 1,42 mm und bei einer Breite des Ringes von 9,56 mm, also bei einer Haftfläche von $f = 2d \cdot b = 2 \cdot 1{,}42 \cdot 9{,}56 = 26{,}95\ mm^2 = 0{,}27\ cm^2$ zur Zerreißung in der Sprenglinie ein Gewicht von 7,47 kg nötig war.

Um den so erhaltenen Wert mit den kommenden vergleichen zu können, wurden jedesmal die gewonnenen Endresultate auf eine mittlere Gesamthaftfläche umgerechnet, wie sie sich nach dem oben angegebenen Verfahren für die gesamte Fruchtschale ergibt. Die Reduktion auf diesen Wert als Vergleichseinheit hat gegenüber der Beziehung auf die Flächeneinheit (1 mm^2, 1 cm^2) den Vorteil, daß die so gefundene Zerreißfestigkeit zugleich direkt die Kraft angibt, die der Fruchtinhalt zur Sprengung der intakten Hülle aufbringen müßte.

Die Gesamthaftfläche berechnete ich für *Corylus* aus den an 11 Fruchtschalenhälften festgestellten mittleren äußeren ($2a_a$, $2b_a$) und inneren ($2a_i$, $2b_i$) Durchmessern (gemessen in der Ebene, die durch die Dehiszenzlinie gelegt zu denken ist) nach der Formel: $F = \pi(a_a \cdot b_a - a_i \cdot b_i)$. Wenn darin $a_a = 7{,}6$ mm, $b_a = 8{,}1$ mm; $a_i = 6{,}7$ mm und $b_i = 7{,}3$ mm beträgt, so ist $F = \pi(8{,}1 \cdot 7{,}6 - 6{,}7 \cdot 7{,}3)\ mm^2 = 39{,}72\ mm^2 = 0{,}4\ cm^2$.

Zur Trennung des Fruchtschalenverbandes mit dieser Gesamthaftfläche von 0,4 cm^2 wäre also entsprechend der Kraft von 7,47 kg für die Haftfläche eines Teilstückes (f) von 0,27 cm^2 eine solche von 11,07 kg nötig.

Stellen wir die in den Versuchen des vorigen Kapitels beobachteten mittleren Druckintensitäten des wachsenden Inhaltes von *Corylus avellana* (4754,42 g) entgegen, so zeigt sich, daß der Widerstand um das Doppelte die verfügbare Sprengkraft übertrifft.

Tatsächlich wird freilich in der Natur nie der Fall eintreten, daß der keimende Kern die trockene Fruchtschale zu sprengen hat. Stets werden unter natürlichen Keimungsbedingungen die Bedekkungen reichlich mit Wasser imbibiert sein, wodurch nach manchen Erfahrungen Wandlungen in der Festigkeit des Schalenverbandes bedingt werden. Von zahlreichen Objekten, von organisierter sowohl als unorganisierter Substanz war es durch die Untersuchungen einiger Forscher[1]) bekannt geworden, daß durch Wasseraufnahme — bis auf wenige Ausnahmen — die Festigkeit herabgesetzt wird, während ein Austrocknen in umgekehrtem Sinne wirkt. Bekannt ist durch Reinke[2]) das Verhalten von *Laminaria* geworden, bei der durch eine Wasseraufnahme von 300 % die Tragfähigkeit auf $^1/_{10}$ abnimmt. Hartmann[3]) fand für Fließpapierstreifen in trockenem Zustand die Zerreißgrenze bei einer Belastung von 375 g (pro mm²), während die gleichen Streifen befeuchtet nur 20 g trugen. Für Pergamentpapier fand er das Verhältnis 2300 g : 1000 g (ebenfalls pro mm²). Nach dem Austrocknen stellte sich stets die normale ursprüngliche Festigkeit ein.

Die Ergebnisse ließen erwarten, daß auch Frucht- und Samenschalen durch Einlagerung von Wasser an Widerstandsfähigkeit gegen Innendrucke einbüßen, wenn nicht gar andere Einflüsse und besondere Eigenschaften der Substanzen der Dehiszenzlinie eine weitgehendere Lockerung veranlassen.

Das zu prüfen war das nächste Ziel. Ausgesägte Fruchtschalenringe wurden auf 3 Wochen in reines Wasser gebracht, das oft gewechselt wurde, um eine Fäulnis- oder Bakterienflora nicht aufkommen zu lassen, die ihrerseits einen zersetzenden Einfluß auf die Schalen haben könnte. Hier kam es zunächst lediglich darauf an, den Einfluß des reinen Wassers zu ermitteln. Nach 3 Wochen stellte ich mit den Ringen die üblichen Zerreißversuche an. Als Endresultat ergab sich bei einer Wanddicke der Fruchtschale von

1) Schwendener, Das mechanische Prinzip usw., 1874. — Sonntag, Landwirtschaftl. Jahrb., 1892, S. 839. — Nördlinger, Eigenschaften der Hölzer, 1890.

2) Reinke, Hansteins botan. Abhandlungen, 1879, Bd. 4, S. 29.

3) Hartmann, Festigkeitsverhältnisse bei Pflanzensprossen. Dissertation, Leipzig 1913, S. 30.

1,33 mm und einer Breite des Ringes von 9,07 mm für die daraus gefundene Haftfläche von 0,24 cm^2 eine Zerreißfestigkeit von 2,5 kg. Dieser Größe entspricht, auf die Gesamthaftfläche von 0,4 cm^2 bezogen, ein Wert von 4,17 kg. Das Wasser hat also eine bedeutende Gewebelockerung bewirkt.

Unter solchen Umständen erscheint auch die von den eingeschlossenen Kotyledonen hervorgebrachte Energie als ausreichend, eine Sprengung der Schalen zu realisieren, da einer effektiven Leistung von 4,75 kg nur ein Widerstand von 4,17 kg gegenübersteht (Tab. I, S. 80).

Zu einer Erklärung dieser durch Wasser bewirkten Depression der Festigkeit des Zellverbandes sind besonders zwei Möglichkeiten zu diskutieren: 1. Kann eine bloße mechanische Einlagerung des Wassers die Ursache sein und 2. können Veränderungen durch Lösung und Entfernung gewisser Interzellularsubstanzen der Dehiszenzlinie, denen etwa die Rolle von Kittsubstanzen zukommt, für den Effekt verantwortlich gemacht werden.

Eine im ersten Sinne stattgefundene Lockerung läßt sich mit der Annahme erklären, daß durch die Molekularkräfte des eingelagerten Wassers eine Entfernung der „Micellen", die nach Nägelis Vorstellung einen Körper aufbauen, verursacht wird, und so bereits ein Teil der Arbeit zu einer vollkommenen Lösung des Verbandes geleistet wird[1]).

Welche der beiden erörterten Möglichkeiten hier vorliegt, suchte ich auf experimentellem Wege zu entscheiden. Eine Prüfung der 3 Wochen in reinem Wasser verweilten und nachher wieder getrockneten Ringe konnte darüber Auskunft geben. Zeigt sich danach die Zerreißfestigkeit geringer, als die für die normale trockene Fruchtschale gefundene, so fällt die Antwort zugunsten der zweiten Annahme aus. Es hat dann offenbar eine solche Veränderung stattgefunden, die die Herstellung der früheren Zerreißfestigkeit nicht wieder ermöglichte. Dagegen rechtfertigt ein in der Größenordnung des ursprünglichen liegender Wert die erste Annahme.

Die Trocknung der Ringe geschah in einer Schale im Wärmezimmer des Instituts. Die Versuchsreihe ergab bei einer Wanddicke der Ringe von 1,21 mm und einer Breite von 8,93 mm, also für eine Haftfläche von 0,22 cm^2 eine Belastung von 9,25 kg zur

1) Pfeffer, Physiologie, Bd. 1, S. 27 (1. Aufl.), 1881. — Reinke, Hansteins bot. Abhandlungen, Bd. 4, Heft 1, 1879.

Realisierung der Sprengung. Bezogen auf 0,4 cm^2 Gesamthaftfläche resultiert daraus ein Wert von 16,8 kg. Nach dem Austrocknen ist also die Widerstandsfähigkeit sogar eine größere geworden, aber eine eingetretene Abnahme der Festigkeit in keinem Falle zu verzeichnen. Eine Erklärung für die Steigerung der Festigkeit gegenüber dem trockenen, normalen Ausgangsmaterial sehe ich in einem vollkommenen Wasserverlust durch den Aufenthalt im Wärmezimmer.

Zur Klärung der Frage, inwieweit der Wassergehalt allein die Festigkeitsunterschiede der *Corylus*-Schalen bedingt, untersuchte ich auch frisches Material. Im Herbst 1912 sammelte ich eine größere Anzahl Früchte direkt vom Strauch und prüfte sofort an ausgesägten Querringen ihre Festigkeit. Die Früchte wurden in dem Stadium geerntet, in welchem eben die Wasserzufuhr aufzuhören beginnt (kenntlich an der Gelbfärbung der Fruchtbasis). Für eine mittlere Dicke der Ringe von 1,07 mm und einer Breite von 7,95 mm, also einer Haftfläche von 0,17 cm^2 ergab sich eine mittlere Tragfähigkeit von 2,55 kg. Zur Trennung der Gesamthaftfläche von 0,4 cm^2 sind 6,0 kg erforderlich, ein Wert, der sich dem an wassergesättigten Ringen gewonnenen nähert. Ein Austrocknen des frischen Materials bedingte eine gleiche Zunahme der Zerreißfestigkeit, wie sie schon oben an lufttrockenen Objekten konstatiert wurde.

Der Einfluß des Wassers auf die Wandlung der Festigkeit der Fruchtschalen von *Corylus* ist mit diesen Experimenten zur Genüge dargetan. Unter den von der Natur gegebenen Bedingungen, denen die Früchte ausgesetzt sind, ist es nun aber nicht ausgeschlossen, daß andere Faktoren in noch weitgehenderer Weise eine Lockerung des Gewebeverbandes zugunsten einer leichteren Sprengbarkeit vorbereiten. In erster Linie ist an die Tätigkeit der Fäulnis- und Bakterienflora zu denken, und als ein anderer Faktor muß der Einfluß einer möglichen Enzymausscheidung seitens des eingeschlossenen Fruchtkerns untersucht werden. Beide Male würde es sich also um eine Zersetzung gewisser Baubestandteile der Dehiszenzlinie oder des übrigen Gewebes handeln.

Zunächst prüfte ich wieder die durch Aufenthalt in einem natürlichen Keimbett (Gartenerde) erzielte Depression der Zerreißfestigkeit, um dann eine Anzahl unter gleichen Bedingungen gewesener Ringe getrocknet auf ihre nunmehr resultierende Resistenz gegen Innendrucke zu untersuchen. Für die Experimente brachte

ich die üblichen durch Aussägen gewonnenen Querringe auf 11 Wochen in gute, fette Gartenerde, die stets reichlich begossen wurde. Einer reichlichen Bakterien- und Pilzflora waren so die Entwicklungsbedingungen auch geschaffen, zudem die Gefäße bei günstiger Temperatur im Wärmezimmer zur Aufstellung kamen. Außerdem boten die ausgesägten Fruchtschalenpartien einer Einwirkung von Mikroorganismen eine doppelte Angriffsfläche (Innen- und Außenwand), so daß der Erfolg ihrer etwaigen Tätigkeit deutlich im Ergebnis erkennbar sein muß.

In der ersten Versuchsreihe wurden die eben dem feuchten Keimbett entnommenen Ringe sofort untersucht. Die Wanddicke der Ringe betrug 1,25 mm bei einer Breite derselben von 10,43 mm, die Haftfläche 0,26 cm^2 und die zugeordnete Sprengungsenergie 3,4 kg. 5,2 kg überwinden dann den Widerstand der Gesamthaftfläche von 0,4 cm^2. Die Festigkeit erreicht also nach diesem Befunde keine weitere Erniedrigung, als sie durch bloße Wirkung des reinen Wassers erzielt wurde.

In einer zweiten Versuchsreihe mit ausgetrockneten Ringen, die vorher den gleichen Verhältnissen unterworfen waren, ließ sich ebenfalls keine Verminderung der Zerreißfestigkeit beobachten, die unbedingt die Folge des vermuteten Einflusses sein müßte. Die Teilhaftfläche von 0,21 cm^2 (Wanddicke = 1,25 mm, Breite des Ringes = 8,3 mm) erforderte zur Trennung eine Kraft von 8,6 kg, wonach für die Gesamthaftfläche (0,4 cm^2) eine solche von 16,4 kg resultiert. Das normale, trockene Ausgangsmaterial sprengte, wie oben gezeigt wurde, bei 11,07 kg.

Die Erreichung der früheren oder einer größeren Festigkeit mit dem Austrocknen beweist, daß auch hier lediglich eine Wirkung des Wassers vorliegt.

Ganz mit dem gleichen Ergebnis schloß auch die Untersuchung der angenommenen Enzymwirkung auf die Dehiszenzlinie ab. Ich ging dabei von intakten Früchten, die 5 Monate in einem Keimbett von Erde verweilt hatten, aber noch keine Sprengung aufwiesen, aus und stellte die Zerreißproben erst mit nachträglich ausgesägten Ringen an. Das mußte im Gegensatz zu dem bisherigen Verfahren, wo bereits ausgesägte Ringe dem Einfluß bestimmter Bedingungen ausgesetzt wurden, geschehen, damit der Kern die zu untersuchende Enzymausscheidung auf die umschließende Hülle verwirklichen konnte. Nach der üblichen Weise prüfte ich zuerst das eben dem Keimbett entnommene Material auf seine Festigkeit,

um darauf an getrockneten Exemplaren eine etwa zurückgebliebene Lockerung zu ermitteln, die den Grund in einer tiefergehenden Veränderung durch das vorher wirksame Medium hätte.

In der ersten Versuchsreihe betrug die mittlere Wanddicke der Querringe 0,87 mm, ihre Breite 9,32 mm. Die daraus errechnete Teilhaftfläche von 0,16 cm^2 wird durch eine Kraft von 2,13 kg getrennt, wonach die Sprengung der intakten Fruchtschale (Gesamthaftfläche = 0,4 cm^2) mit 5,3 kg erfolgt.

Die in trockenem Zustande untersuchten Ringe besaßen eine Festigkeit von 7,3 kg auf 0,14 cm^2 Teilhaftfläche (d = 0,8 mm, b = 8,56 mm) oder 20,8 kg pro Gesamthaftfläche (0,4 cm^2). Von einer Gewebelockerung durch sezernierte, lösende Enzyme ist also nichts nachzuweisen. Die Erhöhung der Festigkeit mit dem Austrocknen gegenüber der der normalen, trockenen Fruchtschale ist auch hier dem vollständigeren Wasserverlust durch Verweilen im Wärmezimmer zuzuschreiben.

In derselben Richtung, wie eben für *Corylus avellana* dargestellt wurde, machte ich noch Versuche mit Querringen aus den Samenschalen von *Pinus Pinea*, die wegen der dicken sklerifizierten Testa mit einer sehr gut ausgebildeten Dehiszenzlinie als besonders geeignet erschienen. Die Ergebnisse jeder Versuchsreihe wurden auch in diesem Falle auf die Gesamthaftfläche als Vergleichseinheit umgerechnet. Aus den mittleren inneren (a_i = 7,57 mm, b_i = 3,91 mm) und mittleren äußeren (a_a = 9,07 mm, b_a = 5,41 mm) Radien, die aus der Messung der entsprechenden Durchmesser an zehn getrennten Schalenhälften gewonnen wurden, ergab sich der die Haftfläche darstellende Ring von der Breite der Schalendicke als $R = \pi (a_a \cdot b_a - a_i \cdot b_i) = \pi (9{,}07 \cdot 5{,}41 - 7{,}57 \cdot 3{,}91)\ mm^2 =$ 61,1 mm^2 = 0,61 cm^2.

Die Versuchsanstellung entsprach ebenfalls der von *Corylus*, jedoch konnte die Aufhängung der Ringe und die Befestigung der Gewichte stets direkt mit Bindfadenschlingen erfolgen, da hier durch die Wanddicke der Versuchsobjekte im Verhältnis zu ihrem Durchmesser eine Gefahr des Durchbrechens der Schale an der Auflagestelle der Schlingen nicht bestand.

Wiederum wurde eine erste Versuchsreihe angestellt, deren Ziel die Feststellung der Widerstandsfähigkeit der normalen, trockenen Schale war, wie sie ein zur Aussaat benutzter Same besitzt. Bei einer mittleren Wanddicke der Ringe von 1,5 mm und einer Breite von 4,7 mm, woraus sich die Haftfläche als 14,1 mm^2 be-

rechnete, mußte eine Belastung von 7,11 kg angewandt werden, um den Verband zu lösen. Danach betrug die zur Trennung der Gesamthaftfläche von 0,61 cm^2 erforderliche Kraft 30,98 kg.

Wie man nach den Versuchen mit *Corylus* annehmen kann, wird auch hier dieser Wert durch die Wirkung des Wassers eine Erniedrigung erfahren. Denn ein Vergleich mit den Ergebnissen der Druckexperimente des vorigen Kapitels ergibt, daß durch den lebenden Inhalt nicht annähernd so hohe Drucke aufgebracht werden, wie sie die Sprengung der trockenen Hülle verlangt. Einer Sprengkraft von 4106,96 g (Tab. III, S. 81), also ca. 4,1 kg, steht danach ein Widerstand von 30,98 kg gegenüber.

Um so mehr wird man bei *Pinus Pinea* gerade an die Wirkung des Wassers denken, da hier die Keimzeit zu kurz ist, als daß eine etwaige Tätigkeit von Organismen unter normalen Bedingungen in hohem Maße eine Verminderung des Widerstandes herbeiführen könnte.

So zeigten Ringe, die nur 36 Stunden in reinem Wasser verweilt hatten, schon eine um den dritten Teil verminderte Zerreißfestigkeit. Die Wanddicke der Ringe betrug in dem Versuche 1,5 mm, die Breite 5,36 mm und die daraus gefundene Haftfläche 0,16 cm^2, zu deren Trennung eine Grenzbelastung von 2,5 kg nötig war. Die der intakten Samenhülle eigene Gesamthaftfläche bedarf dann einer Sprengkraft von 9,5 kg.

Diese plötzliche und so schnell erfolgende Lockerung des Gewebeverbandes muß allein dem sich mit großer Geschwindigkeit einlagernden Wasser zugeschrieben werden. Dafür spricht auch die Erscheinung, daß in der Zeit der ersten Berührung mit dem Wasser die Herabminderung der Festigkeit am schnellsten vor sich geht, um dann ganz allmählich bis zu einer Grenze noch geringere Werte anzunehmen. So betrug nach 36stündigem Aufenthalt in reinem Wasser die Festigkeit der Gesamtschale 9,5 kg, nach dreitägigem Aufenthalt unter gleichen Bedingungen ebenfalls 9,5 kg ($d = 1{,}5$ mm, $b = 4{,}6$ mm, Teilhaftfläche $f = 0{,}14$ cm^2, Zerreißkraft = 2,2 kg) und nach Ablauf von 13 Tagen 5,7 kg ($d = 1{,}5$ mm, $b = 5{,}1$ mm, $f = 15{,}3$ $mm^2 = 0{,}15$ cm^2, Grenzbelastung = 1,4 kg).

Trotz der weitgehenden Erniedrigung der Festigkeit konnte auch hier, wie bei *Corylus*, durch Austrocknen der unter gleichen Bedingungen gewesenen Ringe nachgewiesen werden, daß es sich lediglich um eine physikalische Wirkung des eingelagerten Wassers handelt, die mit seinem Entschwinden wieder aufgehoben wird.

Die mit Wasser 13 Tage lang behandelten Ringe wurden getrocknet und so untersucht. Die Haftfläche betrug, entsprechend einer mittleren Wanddicke von 1,5 mm und einer Breite von 4,4 mm = 13,2 mm^2 = 0,13 cm^2 und die zur Lösung des Verbandes nötige Kraft = 6,5 kg, so daß insgesamt zur Sprengung der Schale (0,61 cm^2 Gesamthaftfläche) eine Energie von 30,5 kg aufgewandt werden müßte. Dieser Wert kommt also dem für den normalen, trockenen Samen gefundenen (30,98 kg) annähernd gleich.

In analoger Weise erniedrigte sich auch die Festigkeit intakter Samenschalen beim Aufenthalt in Wasser. Ringe, die aus unverletzten Samen, welche 5 Tage in reinem Wasser gelagert hatten, ausgeschnitten wurden, brauchten bei einer Haftfläche von 14,08 mm^2 = 0,14 cm^2 (d = 1,6, b = 4,4 mm) eine Kraft von 1,6 kg zum Zerreißen. Die Gesamtschale (0,61 cm^2 Haftfläche) würde also bei einem Innendruck von 6,9 kg gesprengt.

Die schließlich aus der Einwirkung des reinen Wassers resultierende Zerreißfestigkeit scheint auch nach längerem Aufenthalt in diesem Medium nicht unter 6 kg zu sinken; denn auch nach 23tägiger Einwirkung besaß dieselbe noch einen Wert von 6,1 kg.

Da nun normalerweise innerhalb dieser Zeit — nach 2 bis 3 Wochen — die Sprengung im Keimbett von Sägemehl, wo in erster Linie die alleinige Wirkung des Wassers in Frage kommt, eintritt, so ist dieser Widerstand offenbar bereits gering genug, um von der Energie des wachsenden Endosperms überwunden zu werden. Der geringste festgestellte mittlere Widerstand von 5,7 kg steht einer mittleren Sprengungsenergie des wachsenden Inhalts von 4,1 kg (Tab. III, S. 81) gegenüber, zwei Werte, die sich hinreichend nähern, wenn man Versuchsfehler und andere aus der Methodik und der individuellen Disposition der Versuchsobjekte entspringende Fehlerquellen berücksichtigt, die den Unterschied bedingen können. Zudem ist nicht ausgeschlossen, daß die Endosperme größere Außenleistungen zu zeitigen vermögen, wie aus den Versuchen 2 und 4 (Tab. III) hervorgeht. In gegebenem Falle ist ja auch, wie oben (S. 89) erwähnt wurde, eine geringere Energie imstande, bei längerer Wirkungszeit einen festeren Verband zu lösen.

Daß im allgemeinen die Depression durch Wasser allein ausreichend ist, das Schalengewebe zur Sprengung vorzubereiten, beweisen die in einem Keimbett von Sägemehl in 1—3 Wochen keimenden *Pinus*-Samen. Ein anderer Einfluß als der fragliche,

der eine Gewebelockerung nach sich zöge, geht von diesem Keimungsmedium nicht aus.

Eine dabei mögliche weitere Erniedrigung der Festigkeit durch Ausscheidung lösender Enzyme seitens des lebenden Inhaltes ist unwahrscheinlich. Zum Beleg dafür dienten folgende Versuche. Schalen intakter Samen, die 8 Tage im Keimbett verweilt hatten, ohne zu sprengen (ein großer Teil wies bereits nach dieser Zeit Sprengung auf!), ergaben in Ringen, in feuchtem Zustand untersucht, einen Gesamtwiderstand (Gesamthaftfläche = 0,61 cm^2) von 6,8 kg. Nach dem Austrocknen stieg derselbe für die gleiche Haftfläche auf 43,06 kg!

Aus beiden Versuchsreihen geht eindeutig hervor, daß 1. eine weitere Verschiebung der Festigkeitsgrenze nach unten und 2. ein tieferer Eingriff durch eine Tätigkeit ausgeschiedener lösender Enzyme nicht stattgefunden hat.

Wenn durch die vorhergehenden Auseinandersetzungen die primäre Bedeutung des Wassers, das allein ausreichend ist, die Schalen für eine Sprengung vorzubereiten, genügend dargetan worden ist, so stellte ich auch hier wie bei *Corylus* die Frage nach einem möglichen weiteren Einfluß anderer dem Erdboden entstammender Faktoren, die an ihrem Teil durch ihre Anwesenheit in dem eindringenden Wasser einer Lösung des Zellverbandes der Dehiszenzlinie vorarbeiten können. Natürlich wird bei der kurzen Keimzeit von *Pinus Pinea* der Einfluß dieser Faktoren beschränkt sein, weshalb ihnen nur eine sekundäre Rolle beizumessen ist. Gelegentlich können sie vielleicht von Bedeutung werden in Fällen, in denen zur Realisierung der Sprengung eine weitere Lockerung, als sie durch Wasser geschieht, erforderlich wird. Ein solcher Fall kann eintreten, wenn der Innendruck des Endosperms nicht ausreicht, den vorhandenen Widerstand zu überwinden.

In evidenter Weise legte folgender Versuch von der Wirkung im Boden enthaltener Agentien auf die Samenschalen von *Pinus* Zeugnis ab. Die üblichen Querringe waren in Töpfen mit Gartenerde ins Wärmezimmer gebracht worden und verweilten hier, stets gut gegossen, 23 Tage hindurch, worauf sie der gewohnten Prüfung unterzogen wurden. Als Endresultat ergab sich für die Trennung der Gesamthaftfläche von 0,61 cm^2 die Kraft von 1,8 kg, also ein Wert, der weit unter der durch Wasser hervorgerufenen Depression der Zerreißfestigkeit liegt. Die Teilhaftfläche (f) betrug im vorliegenden Falle 20,48 mm^2 (d = 1,16, b = 6,4 mm und die zuge-

hörige Zerreißkraft = 0,59 kg). So war bei entsprechenden Ringen, die vergleichsweise dieselbe Zeit (23 Tage) in reinem, oft gewechseltem Wasser verweilt hatten, zur Lösung der Schalenhälften (pro 0,61 cm^2 Gesamthaftfläche) eine Kraft von 6,1 kg nötig (d = 1,5 mm, b = 4,4 mm, f = 13,2 mm^2, Zerreißkraft = 1,3 kg).

Die rasche und augenfällige Wirkung der Bodeneinflüsse auf das Gewebe der Dehiszenzlinie ist nicht zuletzt der Verwendung von Ringstücken zuzuschreiben, wodurch für eine Einwirkung ungleich günstigere Bedingungen geschaffen sind, als bei intakten Schalen. Während bei letzteren nur ein allmähliches Eindringen von Lösungen von außen möglich ist, bietet sich hier von innen und von den Schnittflächen her ein vermehrtes Angriffsfeld. So erklärt es sich auch, daß intakte Samen, die die gleiche Zeit unter ganz gleichen Bedingungen, ohne zu keimen[1]), in demselben Keimbett verweilt hatten, noch eine Schalenfestigkeit von 6,5 kg besaßen, daß also hier die Erniedrigung nicht weiter gegangen war, als sie reines Wasser bewirkte. An intakten Samenschalen macht sich danach vermutlich erst nach sehr langer Einwirkungszeit, die weit über die normale Keimzeit hinausgeht, ein Erfolg durch sonstige Bodeneinflüsse bemerkbar.

Daß die Veränderungen an den fraglichen Ringstücken tiefgehend und nachhaltig sind, beweist die Vorbereitung der letzteren zu den Untersuchungen in trockenem Zustande. Von keinem einzigen Exemplar war es möglich, trockene, vollständige Ringe zu erhalten, da bereits während des Trockenprozesses durch auftretende Spannungen innerhalb der Schalenteile eine Sprengung in gewöhnlich einer der beiden Dehiszenzlinien erfolgte, so daß die gesprengten Ringhälften einen Spalt von 1—2 mm zwischen sich aufwiesen. Der noch bestehende Verband in der anderen Dehiszenzlinie ließ sich durch einen leichten Fingerdruck aufheben, worauf der Ring in seine beiden Hälften zerfiel. Ohne daß es also hier gelungen wäre, exakte Feststellungen der nach dem Austrocknen verbliebenen Festigkeit zu machen, was eben an der Unmöglichkeit scheiterte, geschlossene, trockene Ringe zu erhalten, lehren die Beobachtungen, daß sich die ursprüngliche Festigkeit nach dem Austrocknen nicht wieder herstellt. Die Gewebe der Trennungsschicht (Dehiszenz-

1) Samen von *Pinus Pinea*, die sich in großer Tiefe im Erdboden befinden, gelangen, auch wenn alle sonstigen äußeren Bedingungen erfüllt sind, wegen mangelnder Gasversorgung selbst nach längerem Aufenthalt nicht zur Keimung!

linie) haben also durch Bodeneinflüsse eine durchgreifende Veränderung erfahren.

Die Natur derselben zu ermitteln, war nicht beabsichtigt. Es kam allein auf den Nachweis des Vorhandenseins der besprochenen Einflüsse an. Vermutlich handelt es sich bei diesem Lockerungsvorgang um eine Auflösung interzellularer Bindesubstanzen der Dehiszenzlinie, da eine Zersetzung der sklerifizierten Zellelemente der Trennungsschicht bei der Widerstandsfähigkeit der Sklereiden gegen schwache chemische und organische Einflüsse kaum anzunehmen ist.

Auch über Zahl und Art der wirksamen Faktoren machte ich keine näheren Untersuchungen. In erster Linie kommen sicher als solche Bakterien und andere Fäulniserreger, sowie ungebundene Säuren des Bodens in Betracht. Letztere sind in gewissen Böden stets, wenn auch in äußerst schwachen Konzentrationen, anzutreffen[1]). Zugleich wird sich in einem sauren Medium eine rege Pilzvegetation, deren Stoffwechselprodukte ihrerseits auf Schalenverbände lösend wirken können, entwickeln, während nach Ebermayer[2]) ein sauer reagierender Waldboden das Aufkommen einer Bakterienflora hindert. Letztere würden dann in basischen oder neutralen Böden besonders in Wirksamkeit treten.

Die Säurewirkung auf die Zellagen der Dehiszenzlinie suchte ich bei *Pinus Pinea* durch eine Salzsäurelösung zu demonstrieren. Die Konzentration war dabei $^1/_4$ %, also von einer Höhe, wie sie der Säuregehalt des Bodens in der freien Natur nie erreicht. Dazu wurden, um ein schnelles Eindringen zu ermöglichen, ausgesägte Ringstücke verwendet. Nach 20stündigem Aufenthalt der letzteren in der Säure ergab die Prüfung als Grenzwert der Zerreißfestigkeit 7,1 kg (pro 0,61 cm^2 Gesamthaftfläche) (d = 1,5 mm, b = 4,02 mm, f = 12,06 mm^2, Belastung = 1,4 kg), worauf sich nach dem Austrocknen die ursprüngliche Festigkeit wiederherstellte. Bei einem anderen Versuch mit 4tägiger Einwirkungszeit derselben Konzentration zeigte sich eine Depression der Festigkeit auf 4,7 kg (F = 0,61 cm^2) (d = 1,5, b = 4,4 mm, f = 13,2 mm^2, Belastung = 1,0 kg). Erst nach dieser Zeit hatte sich ein nachhaltender Einfluß der Säure auf die Sprenglinie bemerkbar gemacht, wie die folgende Versuchsreihe mit den getrockneten Ringen zeigt. Auch konnte

1) Ramann, Bodenkunde, 1911, S. 29 u. 78.
2) Ramann, Bodenkunde, 1911, S. 380.

hier die bereits oben erwähnte Beobachtung gemacht werden, daß die Ringe schon beim Trockenprozeß infolge der auftretenden inneren Spannungen ihren Zusammenhang einbüßten und gewöhnlich in einer Dehiszenzlinie aufrissen. In den Experimenten mit den intakt gebliebenen Ringen betrug bei einer mittleren Wanddicke von 1,3 mm und einer Breite von 4,3 mm die Teilhaftfläche (f) = 11,18 mm^2 und die zugeordnete Zerreißkraft = 4,66 kg. Die Sprengung der Gesamtschale bewirkt dann ein Innendruck von 25,84 kg. Im Vergleich mit dem normalen, trockenen Samen (30,98 kg) ist also durch den Einfluß der Säure die Festigkeit verringert.

Als zusammenfassendes Resultat der bisherigen experimentellen Untersuchungen dieses Kapitels ergibt sich also:

1. Eine Depression der Festigkeit des Schalenverbandes in der Dehiszenzlinie wird bei *Corylus avellana* ausschließlich durch die Einlagerung des Wassers erreicht. Der verbleibende Schalenwiderstand ist danach niedrig genug, um von den durch wachsende Fruchtinhalte hervorgebrachten Energieäußerungen überwunden zu werden.
2. Normalerweise erfahren auch die Samenschalen von *Pinus Pinea* ganz allgemein durch Wasser eine solche Festigkeitserniedrigung, die dem lebenden Inhalt die Realisierung der Sprengung gestattet. Bei längerer Einwirkungszeit scheint hier eine weitere Depression der Festigkeit durch Bodeneinflüsse (z. B. Säurewirkung) möglich zu sein.

Daß die Schalen der behandelten Vertreter neben dem Einfluß des Wassers von anderen Agentien (Bodeneinflüssen) so wenig angegriffen werden, mag an der großen Resistenz der durchaus sklerifizierten Bauelemente der Schalen selbst, wie auch der Dehiszenzlinie liegen. Viel eher werden nichtsklerifizierte Bedeckungen oder Teile derselben von Samen oder Früchten, die längere Zeit bis zum Eintritt der Keimung im Boden verweilen, Veränderungen durch die fraglichen Einflüsse erleiden. Nach einem Befund in Kap. 2 weisen z. B. die Zellagen der Dehiszenzlinie von *Juglans regia* deutliche Zellulosereaktion auf, während die übrige Schale verholzt ist. Deshalb trifft man hier oft eine vollkommene Zerstörung dieser Trennungsschicht in der Natur an, wenn die Früchte dem Keimbett entnommen werden, so daß die Perikarphälften ohne erheblichen Energieaufwand getrennt werden können.

In solchen Fällen, in denen leicht zerstörbare Zellulosewände als Baubestandteile auftreten, ist auch eine gelegentliche zersetzende Wirkung durch Enzyme, die vom lebenden Samen- oder Fruchtinhalt sezerniert werden, nicht ausgeschlossen. So berichtet Joxe[1]), daß nach Véchot bei *Medicago*-Arten von der Wurzel ausgeschiedene Enzyme den Durchbruch vorbereiten.

Hinsichtlich der Dehiszenz der Hartschaligen ist noch einer Beobachtung an Vertretern des Rosaceentypus *(Prunus Armeniaca, Pr. austera* und *Pr. domestica)* und an *Pinus Pinea* zu gedenken. Bei *Pinus Pinea* befand sich regelmäßig unter dem bezogenen Material eine Anzahl Exemplare (15—20 %), deren Samenschalen bereits eine einseitige Sprengung in Gestalt eines ca. 1 mm breiten Längsrisses, der über die ganze Fruchtlänge verlief, aufwiesen. Derselbe war natürlich durch den Verlauf der einen Dehiszenzlinie vorgezeichnet. Ursache der Sprengung sind hier Spannungen, die beim Austrocknen des reifen Samenmaterials in den Sklereiden des Schalenverbandes entstehen. Es liegt die gleiche Erscheinung vor, wie sie an den Ringstücken, deren Dehiszenzlinie eine erhebliche Lockerung erfahren hatte, bereits beobachtet wurde. Die Überwindung des verbleibenden Schalenwiderstandes solcher Objekte bei beginnender Keimung erfordert selbstverständlich eine weit geringere Energieentwicklung seitens des wachsenden Inhaltes, als sie gegen intakte Samenhüllen aufgebracht werden müßte.

Ein ähnliches vorzeitiges Aufspringen der Bedeckungen ließ sich nun, wie auch Joxe[2]) bestätigt, bei den erwähnten „nichtaufspringenden" (indehiszenten) Früchten feststellen. Jedoch resultiert es hier nicht aus dem einmaligen Austrocknen nach der Fruchtreife, sondern erfolgt erst nach längerem Aufenthalt im Keimbett. Gleichwohl ist der Vorgang nicht etwa die Folge aktiver Druckleistung durch den keimenden Inhalt, denn dieses Öffnen des Perikarps erfolgt bereits zu einer Zeit, wo eine Lebenstätigkeit noch nicht einsetzt. (Bekanntlich machen diese Früchte bis zur Keimung eine ca. $^1/_2$jährige Ruhezeit durch!) Nach Joxe[2]) wird diese Sprengung durch die bei wiederholtem Austrocknen und Wiederbefeuchten beim Verweilen im Erdboden erzeugten Spannungen in den Schalenhälften verursacht. Um das klar zu erweisen, setzte ich eine größere Anzahl Früchte solchen wechselnden

1) Joxe, Annales des sc. nat. Botanique, 1912, Tom. XV, p. 371.
2) Joxe, l. c., p. 330.

Bedingungen im Experiment aus. Früchte von *Prunus armeniaca*, *Pr. domestica* und *Pr. austera* (je 15—100) wurden zunächst auf 2 Wochen der eine Teil in Wasser und ein anderer in Sublimatlösung (1 : 1000) gebracht, um eine vollständige Wasserimbibition zu erreichen. Der Aufenthalt in Sublimatlösung diente dazu, den Fruchtinhalt durch Abtötung vollkommen inaktiv zu machen. Nach erfolgter Quellung wurden sämtliche Früchte ausgetrocknet, um darauf wieder auf 2 Wochen in den entsprechenden Flüssigkeiten zu verweilen usf. Diesen Wechsel wiederholte ich ca. zehnmal. Bei *Prunus austera* und *Pr. domestica* trat tatsächlich, wenn auch in wenigen Fällen, der erwartete Effekt ein. *Armeniaca vulgaris (Pr. Armeniaca)* blieb unverändert. Das Perikarp der ersteren zeigte eine längs verlaufende Spalte, die durch Trennung der Schalenhälften in der Dehiszenzlinie der ventralen Kante entstanden war. Der Verband der dorsalen Kante war unversehrt.

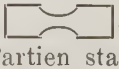
Mit dem selbsttätigen (aktiven) Aufspringen sonst nur durch einen Innendruck sprengbarer Fruchtschalen nähern sich die angeführten Vertreter dem Verhalten der Gruppe von Früchten, die sich mit dem Wasserverlust zur Reife bereits an der Mutterpflanze öffnen und die Samen entleeren. Es liegt also hier ein Übergang von der passiven zur aktiven Dehiszenz vor, wenn wir mit Leclerc du Sablon[1]) unter ersterer das Öffnen durch die Einwirkung einer vom Fruchtinhalt erzeugten Sprengkraft verstehen, während nach ihm die letztere die mit dem Wasserverlust zur Fruchtreife auftretende Lösung des Fruchtschalenverbandes ist. Die meisten der als indehiszent bekannten Früchte haben die Fähigkeit, sich nach der Reife selbsttätig zu öffnen, vollkommen eingebüßt. Verständlicherweise verbürgt auch ein Ausstreuen mit den umschließenden intakten Fruchthüllen einen weit besseren Schutz gegen Einflüsse, die das Leben des Individuums bedrohen. Das gilt in ganz besonderem Maße von Früchten, die durch eine oder mehrere Jahreszeiten hindurch im Boden lagern.

Ob unter diesem Gesichtspunkt betrachtet, ein teilweises vorzeitiges Aufspringen, wie es die Rosaceen gelegentlich bieten, als ein Vorteil anzusehen ist, muß bezweifelt werden. Wenn auch dadurch im ersten Keimungsakt ein geringerer Energieaufwand zur Sprengung der Hüllen genügt, weil ein Teil der Arbeit bereits

1) Leclerc du Sablon, Recherches sur la déhiscence des fruits à péricarpe sec. Ann. des sc. nat. Botanique, Tome XVIII, 1884.

geleistet ist, so ist mit einem vorzeitigen Öffnen, wenn eine Keimung noch nicht stattfindet, die Möglichkeit des Eindringens von Mikroorganismen usw. und einer Zerstörung des nunmehr nur durch eine dünne Samenhaut geschützten Fruchtinhalts geschaffen. Daß diese Vermutung zu Recht besteht, beweisen die Früchte von *Prunus austera*, *Pr. domestica* und *Pr. Armeniaca*, die dem Keimbett als „aktiv gesprengt" entnommen wurden. Bei sämtlichen Exemplaren war der Inhalt zerstört.

Im Anschluß an die eingehenderen Untersuchungen über die Festigkeitsverhältnisse der Hartschaligen, deren Feststellung vor allem wertvoll schien, versuchte ich auch an Schalen von geringerer Resistenz den Einfluß des Wassers auf die Wandlung der Widerstandsfähigkeit gegen Zerreißen bezw. Zerbrechen durch zahlenmäßige Beobachtungen darzulegen.

In sehr vielen Fällen, besonders bei Samen oder Früchten mit häutiger oder lederiger Schale erfolgt die Lockerung unter dem Einfluß des Wassers gleichmäßig in dem gesamten Gewebe. Hier verwandelt sich die sonst in trockenem Zustande spröde und brüchige Schale in eine weiche, leicht zerreißbare Hülle. Als typischen Vertreter untersuchte ich die Testa von *Vicia faba*. Die Experimente wurden mit ausgeschnittenen, aus den flachen Breitseiten des Samens gewonnenen Schalenstücken ausgeführt und erstreckten sich auf die Feststellung der Zerreißfestigkeit in normalem, trockenem Zustande und in gequollenem nach einem 2tägigen Aufenthalt in Wasser, nach dem die Keimung einzusetzen pflegt. Die Fixierung der Streifen geschah in einem senkrecht nach abwärts an einem Stativ festgespannten Stielkloben, wie ihn Uhrmacher benutzen. Die zur Aufnahme der Gewichte dienende Wagschale wurde mit einer kleineren, aus Messing gefertigten Klemme an dem unteren freien Ende des Streifens befestigt. Um der Gefahr des Zerreißens dicht an den Backen der Klemmen vorzubeugen, erhielten die Streifen folgende Form:  , wodurch die Trennung notwendig an den schmalen Partien stattfinden mußte. Mit beendetem Versuch wurden Dicke und Breite des Streifens mittels Mikrometers ($^1/_{100}$ mm) bezw. Schubleere ($^1/_{10}$ mm) an der Trennungsstelle gemessen, woraus sich der Querschnitt des Schalenstückes für diese Region ergibt. Zur Vergleichung der aus zehn Einzelversuchen gewonnenen mittleren Endwerte wurden schließlich

die zu diesen Querschnitten gehörigen Belastungen auf 1 mm^2 als Flächeneinheit bezogen.

Für die normale, trockene Samenschale ergab sich auf einen Querschnitt von 0,84 mm^2 bei einer Breite des Streifens von 3,66 mm und einer Dicke von 0,23 mm eine Belastung von 1240 g oder auf 1 mm^2 Querschnitt bezogen von 1476,19 g, bei der Zerreißung eintrat. Demgegenüber zeitigte die Untersuchung der Streifen nach 2tägiger Einwirkung reinen Wassers eine Festigkeit von 265 g pro 1,12 mm^2 Fläche, wobei die Dicke an der Zerreißstelle 0,3 mm und die Breite 3,73 mm betrug. 1 mm^2 Querschnitt hätte demnach eine Festigkeit von 236,6 g. Die Zugfestigkeit war also auf den sechsten Teil der ursprünglichen herabgesunken.

Ein übriger Beleg für den Einfluß des Wassers auf eine homogene Samenschale wurde an der von *Ricinus communis* erbracht. Und zwar handelte es sich hier um einen Fall, in dem die Sprödigkeit und Brüchigkeit der Testa auch nach dem Aufenthalt in Wasser beibehalten wird. Eine Untersuchung der Zugfestigkeit konnte wegen der Unmöglichkeit, die Streifen in den Klemmen zu fixieren, nicht unternommen werden, da bei der vorhandenen Sprödigkeit mit dem festen Anziehen der Schrauben das Untersuchungsobjekt sofort zersplitterte. Deshalb begnügte ich mich mit einer Bestimmung der Bruchfestigkeit. Das Untersuchungsmaterial wurde aus den Schalen von *Ricinus communis* so gewonnen, daß auf der Breitseite in der Längsrichtung zwei parallele Sägeschnitte geführt wurden, und das dazwischenliegende Stück von ca. 2 mm Breite und 8—10 mm Länge zur Untersuchung kam. Hierbei ging ich so vor, daß ich den Streifen auf ein quadratisches Loch von 5,5 mm Seitenlänge, das ich in eine Eisenplatte gefeilt hatte, parallel bezw. senkrecht zu den Seitenwänden orientiert, legte. In der Mitte des freiliegenden Stückes des Streifens setzte ich eine an einem Ende eines Stückes Rundmessing von 4 cm Länge angefeilte Schneide von 4 mm Breite senkrecht zum Längsverlauf des Streifens auf, die den Druck der Gewichte von der am anderen Ende des Messingstabes befestigten Wagschale übertrug. In der ersten Versuchsreihe maß die mittlere Dicke der Streifen an der Bruchstelle 0,3 mm und ihre Breite 1,98 mm, wonach der Querschnitt 0,59 mm^2 ist. Die Grenze der Bruchfestigkeit lag bei 138 g Belastung für die normale, trockene Schale. Die nämliche Größe bei Streifen, die 4 Tage in Wasser verweilt hatten, war 185 g für eine Querschnittsfläche der Bruchstelle von 0,97 mm^2 ($d = 0{,}3$ mm, $b = 3{,}23$ mm).

Auf 1 mm² bezogen, resultiert für die trockene Schale 232,3 g als Grenzwert und für die in Wasser verweilte nur 190,9 g.

Einen anderen Weg zur Ermittelung der Festigkeit der Schalen schlug ich bei einigen Samen und Früchten ein. Durch Einführung eines künstlich nachgebildeten Embryos bezw. Würzelchens in die Frucht- oder Samenschale unter Anwendung eines meßbaren Druckes wurden die natürlichen Verhältnisse nachgeahmt, um gleichzeitig ein Bild von dem absoluten Widerstand zu bekommen, den die Hüllen der Befreiung des Embryos entgegensetzen. Leider war aber das letztere Ziel bis auf die Feststellungen an *Cocos campestris* nicht in dem erwarteten Maße erreichbar. Der Grund dafür liegt 1. an der besonderen Art der Druckwirkung der Wurzel, die eben nicht als starrer Keil wirkt und 2. an der Reibung, die die künstliche Form an den Wänden findet. Ich beschränke mich deshalb nur auf eine kurze Schilderung der Methodik und Mitteilung der Resultate an *Helianthus annuus* und *Cocos campestris*.

Mit ersterem wurde so verfahren, daß zunächst mit dem Messer die Schalenspitze durch einen Querschnitt entfernt wurde, worauf auch der Embryo leicht beseitigt werden konnte. Hierauf wurde die Fruchthülle mit Nadeln an einem Kork so befestigt, daß die Basis senkrecht und frei, ohne gegen ein Hindernis zu stoßen, nach abwärts zeigte. Die nun eingeführte Messingwurzel, die in der Drehbank genau nach dem natürlichen Modell hergestellt war, konnte jetzt belastet werden, bis ein Durchstoßen bezw. das übliche Auseinanderweichen in zwei Klappen erfolgte. Da die erhaltenen Werte zu schwankend waren und auf absolute Gültigkeit keinen Anspruch machen können, so führe ich nur das allgemeine Resultat an, daß auch hier die in Wasser verweilte Fruchtschale eine um die Hälfte geringere Kraft zur Sprengung braucht, als für die normale, trockene erforderlich ist. Die gequollene Fruchtschale sprengte bei ca. 500 g. Am wenigsten Erfolg hatten die Versuche an den Hüllen von *Aesculus Hippocastanum*, wo sich durch die gekrümmte Radicula die Fehlerquellen noch vermehrten.

Als zuverlässiger waren die Resultate anzunehmen, die sich aus der Ermittelung der Festigkeit der zu lösenden Gewebepartien bei *Cocos campestris* ergaben. Es ist das ein Vertreter des Typus, in dem der senkrechte Druck des Embryos einen vorgebildeten Deckel von dem übrigen Verbande trennt. Bei der hier vorliegenden Konstruktion der Früchte lassen sich ohne weiteres die natürlichen Bedingungen auch im mechanischen Experiment verwirklichen.

Reibungen oder sonstige gestaltliche Besonderheiten, aus denen Fehler entspringen könnten, fallen ganz weg. Der herauspräparierte Embryo, der von annähernd zylindrischer Gestalt ist und mit nahezu planer Fläche gegen den „Deckel“ anliegt, wurde genau, wie das schon oben geschehen war, aus Messing in der Drehbank nachgebildet. Das freie Ende des Messingstabes erhielt durch Anlöten eine Platte zur Aufnahme der belastenden Gewichte.

Zum Versuch wurden die Früchte mit der Laubsäge so aufgeschnitten, daß jedesmal das losgetrennte Schalenstück in seiner Mitte die Deckelregion barg. Der Embryo wurde entfernt und die weitere Orientierung geschah nun so, daß das Versuchsobjekt horizontal mit der konvexen (Außen-) Seite auf einen Kork gelagert wurde, über dessen ca. 4 mm weiter Durchbohrung gerade der abzusprengende Deckel zu liegen kam. Senkrecht auf die Innenfläche drückte der mit Gewichten belastete künstliche Embryo.

Bei der normalen, trockenen Schale, die vor der Aussaat untersucht wurde, löste sich der Deckel bei einer Belastung von 367,6 g. Nach den bisherigen Erfahrungen lag es auch hier nahe, daß mit dem Aufenthalt im Keimbett eine Lockerung stattfindet. Ich prüfte deshalb Exemplare einer Aussaat, die in Gefäßen mit einer Mischung von Gartenerde und Torfmull im Warmhaus des Gewächshauses des Instituts ca. 8 Monate aufgestellt war. Nach dieser Zeit begann in einigen Fällen die Keimung einzutreten. Im Experiment erfolgte nun die Lösung des Deckels bei den frisch dem Keimbett entnommenen noch feuchten Versuchsobjekten bei einem Innendruck von 252 g. Eine Depression gegen die normale Festigkeit ist unverkennbar. Die weiter an ausgetrocknetem Material vorgenommenen Messungen ließen einen noch loseren Zusammenhang des Deckels mit dem übrigen Schalenverband erkennen, indem schon ein Druck des nachgebildeten Embryos von 200 g die Verbindung löste. Die mit dem Austrocknen erfolgte weitere Lockerung um 52 g gegen den im feuchten Zustande gefundenen Wert scheint ihre Ursache in der damit eingetretenen Kontraktion der Zellelemente des Deckelgewebes zu haben, wodurch der Verschluß nicht mehr so eng den Rändern angepreßt ist, wie es in gequollenem Zustande der Fall war. Dafür spricht die Zunahme der Festigkeit bei erneuter Wasseraufnahme.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

I. Hinsichtlich der Energiequellen, die die Sprengung der Samen- und Fruchtschalen verwirklichen, lassen sich folgende Typen unterscheiden:

Typus 1: Die Sprengung wird durch Quellung des Samen- oder Fruchtinhalts bei Wasseraufnahme erreicht. Das stark quellbare Nährgewebe (*Ipomoea* usw.) oder der Embryo *(Chenopodina maritima)* bringen durch einen allseitigen Druck die Hüllen zum Bersten.

Typus 2: Die Sprengung erfolgt durch Wachstum des Nährgewebes. Die Sprengungsenergie wird hier, wie bei den noch folgenden Typen der Hauptsache nach durch Mobilisierung der osmotischen Energie bei Entspannung der Zellhaut durch aktives Wachstum gegen eine Widerlage erzielt. Der von wachsenden Endospermen ausgeübte Druck kann als annähernd homogen betrachtet werden und wirkt allseitig.

Typus 3: Die Sprengung der Schalen erfolgt durch den Druck der wachsenden Kotyledonen. Die Druckverteilung ist dabei allseitig, jedoch scheint eine besonders günstige Druckäußerung an der Fruchtspitze, die durch die Keilgestalt des Kerns und der Schale bedingt wird, nicht unwahrscheinlich.

Typus 4: Die Frucht- und Samenhüllen werden durch den Wachstumsdruck der Wurzel bezw. des Embryos gesprengt. Die Wurzel wirkt dabei, mit Ausnahme von einigen Fällen, als Keil und vereinigt so mit den physiologischen Charakteren auch physikalische, die sie zur Überwindung des Schalenwiderstandes besonders befähigen. Neben der aktiven Druckentwicklung der Wurzelspitze wird stets auch eine gewisse Druckwirkung aktiv sich streckender subapikaler Partien auf die Spitze zur Erhöhung der Gesamtleistung beitragen.

Nach der Art der Lagerung der Radicula und der daraus resultierenden Energieäußerung gliedert sich dieser Typus in fünf Untergruppen:

Gruppe 1: Die Radicula ist zwischen die Kotyledonen eingebettet, deren basale zugespitze Fortsätze der Radikulaspitze übereinandergefaltet anliegen. Der aktive Druck der Wurzel wird durch die Kotyledonen auf die Frucht- oder Samenschale übertragen.

Gruppe 2: Der Embryo liegt zentral im Nährgewebe eingebettet, das den Druck der wachsenden Radicula auf die Schalenwände überträgt.

Gruppe 3: Die nährgewebefreien Samen oder Früchte bergen je nach ihrer Gestalt einen gestreckten oder gekrümmten Embryo, der der Samen- oder Fruchtwand unmittelbar anliegt. Der Wurzelteil ist dabei stets einem keilgestaltigen Hohlraum eingelagert.

Gruppe 4: Die Radicula liegt peripher in einem keilgestaltigen Hohlraum, der durch eine Integumentfalte oder durch das Nährgewebe oder die Kotyledonen einerseits und die Samen- oder Fruchtschale andererseits gebildet wird. Das Durchbrechen des Schalenverbandes erfolgt durch die Druckwirkung der wachsenden Wurzel, insbesondere der Wurzelspitze.

Gruppe 5: Die senkrecht zur Schalenwand gerichtete Wurzel oder der wurzeltragende Teil des Keimblattes, die meist von zylindrischer Gestalt sind, bewirken bei ihrem Längenwachstum eine Druckwirkung in axialer Richtung senkrecht auf die vorgelagerten Wandelemente, die häufig als Deckel- oder Pfropfbildungen besonders zur Sprengung disponiert sind und mit ihrer Lösung eine Durchgangsöffnung für den Embryo schaffen.

II. Hinsichtlich der baulichen Einrichtungen, welche die Befreiung des Embryos begünstigen, lassen sich die untersuchten Samen- und Fruchtschalen in folgende Typen einordnen:

1. Bautypus: Die Frucht- oder Samenschale zeigt deutliche, nicht verschlossene Öffnungen, durch die der Keimling ohne Hindernisse den Weg ins Freie findet.
2. Bautypus: Die Fruchtschalen, die meist äußerst widerstandsfähig und von homogenem Bau sind, zeigen besondere lokale Austrittsstellen für den Keimling, die mit pfropf-, deckel- oder klappenartigen Gewebekomplexen verschlossen sind, die sich bei der Keimung durch einen Innendruck lösen.
3. Bautypus: Die Frucht- oder Samenschale zeigt eine deutlich ausgebildete Trennungsschicht (Dehiszenzlinie), in der bei der Keimung ein regelmäßiges Aufspringen in zwei, meist gleichen Klappen erfolgt.
4. Bautypus: Die Samen- oder Fruchtschalen sind mit mehreren Zonen geringsten Widerstandes ausgestattet, in denen bei der Keimung die Lösung des Verbandes erfolgt.

5. Bautypus: Samen und Früchte besitzen keine besonderen Einrichtungen, die den Verlauf der Sprengung vorzeichnen oder die Befreiung des Embryos erleichtern; die Hülle wird deshalb in unbestimmten Rissen gesprengt.

III. Die quantitativen experimentellen Ermittelungen des 3. Kapitels zeitigten folgende Ergebnisse:

Die wachsenden Kotyledonen von *Corylus avellana* entwickeln eine mittlere maximale Außenleistung von 4754,42 g, welchem Wert ein Druck von 34,14 g pro Flächeneinheit (mm^2) oder ein Atmosphärendruck von 3,305 entspricht.

Aus gleichen Messungen resultiert für die wachsenden Endosperme von *Ricinus communis* und *Pinus Pinea* eine mittlere, absolute Druckentfaltung von 4539,07 g bezw. 4106,96 g. Diese Werte entsprechen einer Druckleistung von 32,06 g bezw. 38,0 g auf 1 mm^2 Fläche oder 3,104 bezw. 3,678 Atm.

IV. Die Frucht- und Samenschalen der Hartschaligen (*Corylus*, *Pinus* usw.) erfahren durch Wassereinlagerung eine Verminderung ihrer Festigkeit in der Dehiszenzlinie. Der verbleibende Schalenwiderstand ist danach niedrig genug, um von den durch wachsende Fruchtinhalte hervorgebrachten Energieäußerungen überwunden zu werden. Beispielsweise steht bei *Corylus avellana* einem mittleren Schalenwiderstande von 4,17 kg ein mittlerer Sprengungsdruck von 4,75 kg gegenüber.

Die Festigkeitsverminderung ist dabei nur der physikalischen Einlagerung des Wassers zuzuschreiben, da mit dessen Verschwinden der ursprüngliche Zustand wieder hergestellt wird.

Bodeneinflüsse (Bakterien-, Fäulnis- oder Säurewirkung) oder eine mögliche Enzymwirkung durch den lebenden Frucht- oder Sameninhalt scheinen normalerweise nicht zu einer weiteren Lockerung zu führen, wenn nicht die Dehiszenzlinie oder Teile des Gewebeverbandes zellulosiger Natur sind *(Juglans regia)*.

Nur bei *Pinus Pinea* ließ sich an ausgesägten Ringen (vergrößerte Angriffsfläche!) und bei längerer Einwirkungszeit, die die normale Keimzeit überschritt, eine zersetzende Wirkung von Bodeneinflüssen und verdünnten Säuren auf die Dehiszenzlinie nachweisen.

Entsprechend der Lockerung des Schalenverbandes in der Dehiszenzlinie erfahren auch die Deckel- und Pfropfverschlüsse, sowie die spröden, lederigen oder häutigen Hüllen der Samen und Früchte eine weitgehende Erniedrigung der Festigkeit durch Wassereinlagerung.

Anhang.

Tabelle 1.

Corylus avellana. Druckversuch vom 30. Mai (Tab. I, 2).

Meßfeder: 5. Mikroskop: 88. Federstärke: 1 Teilstrich des Ablesemikroskopes entspricht einer Belastung von 61,73 g. Bei unbelasteter Feder (Ruhelage) betrug der Abstand der Nadelspitzen 108,0 Teilstriche.

Durchmesser des drucklefernden Endosperms: 2 a = 15,6 mm, 2 b = 14,8 mm.

Aktive Querschnittsfläche daraus: 7,8 • 7,4 • 3,14 = 181,24 mm^2 = 1,8 cm^2.

Gewicht des Gipsdeckels + obere Schalenhälfte: 3,0 g.

Absoluter Enddruck: 5740,89 g + 3,0 g = 5743,89 g.

Druckintensität in Atm.: 3,089.

Druck pro 1 mm^2 Fläche: 31,91 g.

Zeit	Ablesung	Differenz	Tägliche Druckänderung in g	Jeweiliger Druck in g
30. V.	117,0 — 9,0 108,0	108,0	—	—
30. V. a)	114,0 — 6,3 107,7	— 107,7 0,3 107,7	18,52	18,52
b)	59,0 — 15,6 43,4	— 43,4 64,3 43,4	3969,24	3987,76
31. V.	65,0 — 26,0 39,0	— 39,0 4,4 39,0	271,61	4259,37
1. VI.	66,0 — 29,9 36,1	— 36,1 2,9 36,1	179,2	4438,39
2. VI.	66,0 — 31,5 34,5	— 34,5 1,6 34,5	98,77	4537,16
3. VI.	69,0 — 35,4 33,6	— 33,6 0,9 33,6	55,56	4592,72
4. VI.	72,0 — 39,6 32,4	— 32,4 1,2 32,4	74,08	4666,80
5. VI.	74,0 — 42,8 31,2	— 31,2 1,2 31,2	74,08	4740,88
6. VI.	76,0 — 46,7 29,3	— 29,3 1,9 29,3	117,29	4858,17
7. VI.	80,0 — 52,0 28,0	— 28,0 1,3 28,0	80,25	4938,42
8. VI.	85,0 — 58,5 26,5	— 26,5 1,5	92,59	5031,01

Tabelle 1 (Fortsetzung).

Zeit	Ablesung	Differenz	Tägliche Druckänderung in g	Jeweiliger Druck in g
8. VI.	85,0 — 58,5 26,5		—	—
		26,5 — 24,0 2,5		
9. VI.	86,0 — 62,0 24,0		154,32	5185,33
		24,0 — 23,0 1,0		
10. VI.	86,0 — 63,0 23,0		61,73	5247,06
		23,0 — 21,4 1,6		
11. VI.	86,0 — 64,6 21,4		98,77	5345,83
		21,4 — 20,0 1,4		
12. VI.	87,0 — 67,0 20,0		86,42	5432,25
		20,0 — 18,9 1,1		
13. VI.	87,0 — 68,1 18,9		67,90	5500,15
		18,9 — 16,5 2,4		
14. VI.	88,0 — 71,5 16,5		148,15	5648,3
		16,5 — 15,0 1,5		
15. VI.	87,0 — 72,0 15,0		92,59	5740,89

Tabelle 2.

Corylus avellana. Druckversuch vom 31. Mai (Tab. I, 3).

Meßfeder: I. Mikroskop: 87b. Federstärke: 1 Teilstrich = 55,56 g.
Abstand der Nadelspitzen in Ruhelage: 74,0 Teilstriche.
Durchmesser des drucklieferndenden Endosperms: 2a = 15,4 mm, 2b = 12,9 mm.
Wirksame Querschnittsfläche: 157,16 mm^2 = 1,6 cm^2.
Gewicht des Gipsdeckels + obere Schalenhälfte: 3,8 g.
Enddruck: 4066,99 g + 3,8 g = 4070,79 g.
Druckintensität in Atm.: 2,463.
Druck pro 1 mm^2 Fläche: 25,44 g.

Zeit	Tägliche Druckänderung in g	Jeweiliger Druck in g	Zeit	Tägliche Druckänderung in g	Jeweiliger Druck in g
31. V.	—	—	4. VI.	94,45	3583,62
31. V. a)	605,61	605,61	5. VI.	138,90	3722,52
b)	3089,14	3694,75	6. VI.	100,01	3822,53
1. VI.	— 305,58	3389,17	7. VI.	122,23	3944,76
2. VI.	22,22	3411,39	8. VI.	122,23	4066,99
3. VI.	77,78	3489,17			

Tabelle 3.

Ricinus communis. Druckversuch vom 18. Nov. (Tab. II, 5).

Meßfeder: I. Mikroskop: 87 b. Federstärke: 1 Teilstrich = 55,56 g.
Abstand der Nadelspitzen in der Ruhelage: 87,0 Teilstriche.
Durchmesser des drucklieferndn Endosperms: 2 a = 16,4 mm, 2 b = 11,7 mm.
Drückende (wirksame) Querschnittsfläche: 149,34 mm^2 = 1,5 cm^2.
Gewicht des Gipsdeckels + obere Schalenhälfte: 3,0 g.
Enddruck: 4833,72 g + 3,0 g = 4836,72 g.
Druckintensität in Atm.: 3,122.
Druckleistung pro 1 mm^2 Fläche: 32,24 g.

Zeit	Tägliche Druckänderung in g	Jeweiliger Druck in g	Zeit	Tägliche Druckänderung in g	Jeweiliger Druck in g
18. XI.	—	—	22. XI.	877,85	3211,37
19. XI. a)	944,52	944,52	23. XI.	66,67	3278,04
b)	666,72	1611,24	24. XI.	427,81	3705,85
20. XI.	361,14	1972,38	25. XI.	794,51	4500,36
21. XI.	361,14	2333,52	26. XI.	333,36	4833,72

Tabelle 4.

Ricinus communis. Druckversuch vom 18. Febr. a (Tab. II, 6).

Meßfeder: 5. Mikroskop: 88. Federstärke: 1 Teilstrich = 61,73 g.
Abstand der Nadelspitzen in der Ruhelage: 117,0 Teilstriche.
Durchmesser des drucklieferndn Endosperms: 2 a = 15,4 mm, 2 b = 10,4 mm.
Wirksame Querschnittsfläche: 125,72 mm^2 = 1,3 cm^2.
Gewicht des Gipsdeckels + obere Schalenhälfte: 9,0 g.
Enddruck: 4382,83 g + 9,0 g = 4391,83 g.
Druckintensität in Atm.: 3,27.
Druckleistung pro 1 mm^2 Fläche: 33,78 g.

Zeit	Tägliche Druckänderung in g	Jeweiliger Druck in g	Zeit	Tägliche Druckänderung in g	Jeweiliger Druck in g
18. II.	—	—	22. II.	0	4135,91
19. II. a)	493,84	493,84	23. II.	123,46	4259,37
b)	3827,26	4321,10	24. II.	61,73	4321,1
20. II.	— 141,98	4179,12	25. II.	61,73	4382,83
21. II.	— 43,21	4135,91			

Tabelle 5.

Pinus Pinea. Druckversuch vom 20. Jan. a (Tab. III, 2).

Meßfeder: I. Mikroskop: 87 b. Federstärke: 1 Teilstrich = 55,56 g.
Abstand der Nadelspitzen in der Ruhelage: 86,0 Teilstriche.
Durchmesser des drucklieferndn Endosperms: 2 a = 18,0 mm, 2 b = 8,0 mm.
Wirksame Querschnittsfläche: 113,04 mm^2 = 1,1 cm^2.
Gewicht des Gipsdeckels + obere Schalenhälfte: 2,0 g.
Enddruck: 5055,96 g + 2,0 g = 5057,96 g.
Druckintensität in Atm.: 4,451.
Druckleistung pro 1 mm^2 Fläche: 45,98 g.

Zeit	Tägliche Druckänderung in g	Jeweiliger Druck in g	Zeit	Tägliche Druckänderung in g	Jeweiliger Druck in g
20. I.	—	—	27. I.	277,8	4333,68
21. I. a)	444,48	444,48	28. I.	194,46	4528,14
b)	2055,72	2500,20	29. I.	250,02	4778,16
22. I.	55,56	2555,76	30. I.	111,12	4889,28
23. I.	222,24	2778,00	31. I.	55,56	4944,84
24. I.	555,6	3333,6	1. II.	55,56	5000,4
25. I.	472,26	3805,86	2. II.	55,56	5055,96
26. I.	250,02	4055,88			

Tabelle 6.

Pinus Pinea. Druckversuch vom 6. Febr. a (Tab. III, 4).

Meßfeder: I. Mikroskop: 87 b. Federstärke: 1 Teilstrich = 55,56 g.
Abstand der Nadelspitzen in der Ruhelage: 86,0 Teilstriche.
Durchmesser des drucklieferndn Endosperms: 2 a = 17,2 mm, 2 b = 8,5 mm.
Wirksame Querschnittsfläche: 113,42 mm^2 = 1,1 cm^2.
Gewicht des Gipsdeckels + obere Schalenhälfte: 3,0 g.
Enddruck: 5611,56 g + 3,0 g = 5614,56 g.
Druckintensität in Atm.: 4,941.
Druckleistung pro 1 mm^2 Fläche: 51,04 g.

Zeit	Tägliche Druckänderung in g	Jeweiliger Druck in g	Zeit	Tägliche Druckänderung in g	Jeweiliger Druck in g
6. II.	—	—	10. II.	205,57	4972,62
6. II. a)	333,36	333,36	11. II.	250,02	5222,64
b)	3889,2	4222,56	12. II.	166,68	5389,32
7. II.	— 55,56	4167,00	13. II.	111,12	5500,44
8. II.	277,8	4444,8	14. II.	55,56	5556,00
9. II.	322,25	4767,05	15. II	55,56	5611,56

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im Botanischen Institut der Universität Leipzig ausgeführt. Auch an dieser Stelle möchte ich nicht versäumen, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Rat Prof. Dr. Pfeffer, meinen herzlichsten Dank auszusprechen für die wohlwollende Unterstützung, die er mir jederzeit angedeihen ließ, sowie für die reichen Anregungen, die ich in seinem Laboratorium empfangen habe. Zu weiterem Dank bin ich auch den Herren Prof. Dr. Miehe, Privatdozent Dr. Buder und Dr. Müller verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

1. Ball, Der Einfluß von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgewebe. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXIX, 1904.
2. Benary, Anzucht der Pflanzen aus Samen. Berlin 1911.
3. De Candolle, Pflanzenphysiologie, 1835, Bd. II. Übersetzt von Röper.
4. Detmer, Physiologie der Keimung, 1880.
5. A. Fischer, Wasserstoff- und Hydroxylionen als Keimungsreize. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 25, 1907.
6. Goebel, Organographie, 1900.
7. Hartmann, Beiträge zur Kenntnis der Festigkeitsverhältnisse bei Pflanzensprossen. Dissertation. Leipzig 1913.
8. Hegelmaier, Entwicklungsgeschichte monokotyler Keime nebst Bemerkungen über Bildung der Samendeckel. Bot. Ztg., 1874.
9. —, Die Lemnaceen. Leipzig 1868.
10. Irmisch, Bemerkungen über Keimpflanzen einiger *Potamogeton*-Arten. Zeitschr. f. ges. Naturw., Bd. 51, 1878.
11. Joxe, Sur l'ouverture des fruits indéhiscents à la germination. Annales des sc. nat. Botan., 1912, Tom. XV.
12. Karsten, Die Vegetationsorgane der Palmen. Abhandl. d. Berliner Akademie, 1874.
13. Klebs, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung. Untersuchungen aus dem bot. Inst. Tübingen, herausg. von Pfeffer, Bd. 1, 1884.
14. Kraus, Über den Bau trockener Perikarpien. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. V, 1866/67.
15. Leclerc du Sablon, Recherches sur la déhiscence des fruits à péricarpe sec. Annales des sc. nat. Bot., 1884, Tom. XVIII.
16. Lubbock, On seeds and seedlings. London 1892.
17. Mattirolo e Buscalioni, Richerche anatomo-fisiologische sui tegumenti seminali delle Papilionaceae. Torino 1889.
18. Mirbel, Considérations sur la graine et la germination. Mémoires de l'Institut Impérial de France, Tome XI, 1810.
19. Mohl, Beitrag zur Geschichte der Keimung. Bot. Ztg., 1861, Nr. 36.
20. Nadelmann, Über die Schleimendosperme der Leguminosen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXI, 1890, S. 609 ff.
21. Nördlinger, Gewerbliche Eigenschaften der Hölzer. Stuttgart 1890.
22. Pfeffer, Physiologie, Bd. I, 1. Aufl., 1881.

23. Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. Abhandl. d. Sächs. Akad. d. Wiss., math.-phys. Kl., Bd. XX, Nr. III, 1893.
24. —, Studien zur Energetik. Abhandl. d. Sächs. Akad. d. Wiss., math.-phys. Kl., Bd. XVIII, Nr. III, 1892.
25. —, Ein Zimmer mit konstanter Temperatur. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1895, Bd. 13, S. 49.
26. Pfitzer, Über Früchte, Keimung und Jugendzustände einiger Palmen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1885, Bd. 3.
27. Ramann, Bodenkunde, 1911.
28. Reinke, Untersuchungen über Quellung. Hansteins bot. Abhandl., Bd. IV, 1879.
29. —, Untersuchungen über Wachstumsgeschichte und Morphologie der Phanerogamenwurzel.
30. Solms-Laubach, Über den Bau der Samen in den Familien der Rafflesiaceen und Hydnoraceen. Flora, 1874, Nr. 22.
31. Sonntag, Die Beziehungen zwischen Verholzung, Festigkeit und Elastizität vegetab. Zellwände. Landw. Jahrb., 1892, Bd. 21.
32. Schwendener, Das mechanische Princip im Bau usw., 1874.
33. Sperlich, Über Krümmungsursachen bei Keimstengeln und beim Monokotylenkeimblatte usw. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. L, 1912, Heft 5.
34. Steinbrinck, Untersuchungen über die anatomischen Ursachen des Aufspringens der Früchte. Dissertation. Bonn 1873.
35. Strasburger, Coniferen und Gnetaceen, 1872.
36. Tittmann, Über den Embryo des Samenkorns usw. Dresden 1817.
37. —, Keimung einiger Wassergewächse. Denkschr. d. Regensburger bot. Ges., 1822.
38. Tschirch, Beitrag zur Kenntnis des mechan. Gewebesystems bei Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XVI, 1885.
39. —, Physiologische Studien über die Samen. Annales du Jardin botanique de Buitenzorg, Vol. IX, 1891.
40. Tscherning, Untersuchungen über die Entwicklung einiger Embryonen bei der Keimung. Dissertation, Tübingen 1872.

Lebenslauf.

Max Gottfried Müller, geb. 23. Januar 1889 zu Glashütte i. Sa. als Sohn des Sekretärs der deutschen Uhrmacherschule Richard Müller, ev.-luth. Bekenntnisses, besuchte nach dem ersten Unterrichte in der Volksschule seiner Heimatstadt die Realschule zu Pirna und darauf die Oberrealschule zu Bitterfeld, wo er das Reifezeugnis erwarb. In dieser Zeit verlor er seine Mutter durch den Tod. Nach einsemestrigem Studium auf der Technischen Hochschule zu Dresden bezog er, nachdem auch sein Vater verstorben war, Michaelis 1909 die Universität zu Leipzig, um sich dem Studium der Naturwissenschaften zu widmen. Während seiner Studienzeit besuchte er die Vorlesungen und Übungen der Herren Professoren bezw. Privatdozenten Barth, Buder, Chun, Credner, Dittler, Döllken, Drude, Fischer, Hantzsch, Held, Hempel, Jungmann, Krause, Le Blanc, Miehe, Meumann, Pfeffer, Rabl, Rassow, Rinne, Schaum, Spalteholz, Thiele, Volkelt, Wiener, Woltereck und Wundt.